Transpiration und Wasserabsorption intakter Pflanzen

nach vorausgegangener Verdunkelung bei Konstanz der Lichtintensität und der übrigen Außenfaktoren.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der philosophischen Fakultät

der Universität Basel

vorgelegt von

Josef Lachenmeier
aus Basel.

Mit 14 Textfiguren

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1932

Transpiration und Wasserabsorption intakter Pflanzen

nach vorausgegangener Verdunkelung bei Konstanz der Lichtintensität und der übrigen Außenfaktoren.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der philosophischen Fakultät

der Universität Basel

vorgelegt von

Josef Lachenmeier
aus Basel.

Mit 14 Textfiguren

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1932

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. G. Senn und Dr. W. Vischer.

Basel, den 1. März 1932.

Prof. Dr. **A. Buxtorf,**
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meinem verehrten Lehrer

Herrn Dr. Peter Baum

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544316_0009

Einleitung.

Veranlassung zu den vorliegenden Untersuchungen gaben die Arbeiten, die Senn und seine Schüler über die Physiologie der Alpenpflanzen ausgeführt haben. In den Verhandl. d. Schweiz. Naturforsch. Gesellsch. (1922, II. Teil, S. 154 u. S. 235) hat Senn über die wichtigsten Resultate berichtet, die sich bei der Assimilation, Atmung und Transpiration ergeben hatten. Eine demnächst erscheinende Abhandlung wird die Einzelheiten der Ergebnisse seiner Transpirationsversuche mitteilen. Da die von ihm erhaltenen Stundenwerte der Transpiration zu den gleichzeitig festgestellten Außenfaktoren Temperatur, Feuchtigkeit, Strahlung und Wind keine deutlichen Beziehungen erkennen ließen, erhob sich die Frage, wie die Transpiration unter weniger komplexen Bedingungen verlaufe, als sie in der freien Natur verwirklicht sind. Die Beantwortung ökologischer Fragen, die sich bei Versuchen mit Pflanzen im Freien, d. h. unter den an ihrem natürlichen Standort herrschenden Einflüssen, erheben, erfordert Untersuchungen unter möglichst einfachen und konstanten Bedingungen, wie sie im Laboratorium, allerdings auch da oft nur mit Mühe, verwirklicht werden können. So ist es z. B. Lüdin (1929), der im Basler Botanischen Institut auch schon solche Untersuchungen ausgeführt hat, nicht gelungen, während der Belichtung Temperatur und Luftfeuchtigkeit konstant zu halten. Da im Botanischen Institut Basel inzwischen eine An-

ordnung ausprobiert worden war, welche trotz intensiver Belichtung die starke Zunahme von Temperatur und Trockenheit der Luft des Versuchsraums in weitgehendem Maße ausschloß, nahm ich die von Lüdin durchgeführten Untersuchungen wieder auf, um festzustellen, welche Reaktionen auf den einmaligen Übergang aus der Dunkelheit in das Licht zurückzuführen sind. Die Resultate solcher Versuche lassen alsdann erkennen, welche Reaktionen, die am natürlichen Standort beobachtet werden, durch den Übergang aus der Dunkelheit in das Licht und welche etwa durch andere Einflüsse ausgelöst werden. Dementsprechend wurden die Pflanzen sowohl während der dem eigentlichen Versuch vorausgehenden Dunkelperiode als auch nach der plötzlich einsetzenden Belichtung unter optimalen und möglichst konstanten Bedingungen gehalten, so daß der Einfluß, den der Übergang aus der Dunkelheit ins Licht ausübt, möglichst rein studiert werden konnte.

Um aber nicht nur über die von der Pflanze durch die Transpiration bedingte Abgabe des Wassers orientiert zu sein, studierte ich in mehreren Versuchsreihen gleichzeitig auch die Aufnahme des Wassers durch die Wurzeln, vergleichsweise auch durch abgeschnittene Stengel. Die Abgabe und die Aufnahme des Wassers wurden stündlich festgestellt. Die Transpirationsversuche dehnte ich gewöhnlich auf 10 bis 12 oder mehr Stunden aus, die Absorptionsversuche so lange, als es die Potometer erlaubten.

Auf diese Weise konnten einige Fragen beantwortet werden, die bisher unklar geblieben waren.

A. Experimenteller Teil.

Da sich die Technik der Transpirations- und Absorptionsversuche wesentlich voneinander unterscheidet, behandle ich sie getrennt und beschreibe zunächst die Untersuchungen, bei denen, wie in Lüdins Arbeit, nur die Transpiration festgestellt wurde.

Abschnitt I.

Transpirationsversuche.

1. Technik.

1. Bestimmung der Transpirationsgrößen. Im allgemeinen wandte ich die von Senn (1922) ausgearbeitete und auch von Lüdin (1929) benutzte Methode an. Sie besteht darin, daß

man kleine Krautpflanzen mehrere Wochen vor dem Versuch in Pulverflaschen, die mit feuchter Erde gefüllt sind, anwachsen läßt, und dann während des Versuches die Pflanzen in diesen Flaschen stündlich wiegt. Der dabei eintretende Gewichtsverlust ist in der Hauptsache auf die Transpiration zurückzuführen. Über die Herrichtung der Pflanzen zu diesen Versuchen wird im Abschnitt über die Versuchspflanzen und deren Anzucht (S. 769 f.) ausführlich berichtet werden.

2. Versuchsraum. Im Souterrain des Botan. Institutes Basel befindet sich ein allseitig von anderen Räumen umschlossenes Dunkelzimmer, dessen Temperatur von den Schwankungen der Temperatur der Außenluft im Laufe von 24 Stunden in kaum bemerkbarer Weise beeinflußt wird. Dieser Raum eignete sich für meine Versuche vorzüglich.

3. Lichtquelle. Bei meinen Versuchen verwendete ich zwei Lampen, eine Halbwatt-Osram-Lampe zu 1500 Watt und eine gewöhnliche matte Glühbirne zu 40 Watt. Die Lichtintensität ist natürlich nicht völlig konstant, da sie von Schwankungen des elektrischen Stromes und vom Alter der Lampe abhängig ist. Die Schwankungen waren aber so gering, daß sie das Resultat meiner Versuche nicht beeinflussen konnten. Durch Variieren des Abstandes der Pflanze von der Lampe konnten die Pflanzen einer beliebigen Intensität ausgesetzt werden. Die berechnete und teilweise mit einem Eder-Hecht-Graukeilphotometer nachgeprüfte Anzahl Lux ist jeweils bei den einzelnen Versuchen angegeben.

4. Temperatur. Um die Temperatur des Versuchsraumes auch während der Einschaltung der Lampen konstant zu halten, mußte die Kühlung in wesentlich anderer Weise durchgeführt werden, als dies in Lüdins Versuchen geschehen war. Während er durch Aufstellung einer großen parallelwandigen Küvette, die dauernd von Wasser durchströmt war, nur die direkte Wärmestrahlung der Lampe auf die Pflanzen vermied, verhinderte ich die allseitige Wärmeausstrahlung von der Lampe in den Versuchsraum nahezu vollständig. Dies wurde dadurch erreicht, daß die Birne der Lampe in einem zylindrischen Glasgefäß mit Wasser-Zu- und Ablauf so befestigt wurde, daß sie bis einige Zentimeter unterhalb ihrer Fassung in Wasser tauchte. Wurde sie eingeschaltet, nachdem sie schon von kaltem Wasser umgeben war, und ausgeschaltet, bevor das Wasser abgelassen wurde, so nahmen die Birnen keinen Schaden. Während der Dauer der Belichtung ließ ich das Wasser ziemlich

rasch laufen. Die Temperaturerhöhung konnte dadurch allerdings nicht vollständig vermieden werden, weil das Wasser die Wärmestrahlen nicht zu 100 % absorbiert. Außerdem strahlt auch der aus dem Wasser herausragende Hals der Birne Wärme aus. Ferner ruft man ja durch die eigene Körperwärme und durch das Öffnen der Tür Änderungen der Temperatur hervor. Diese Faktoren hatten jedoch nur relativ kleine Schwankungen der Temperatur zur Folge. So stieg diese unmittelbar bei den Pflanzen im Verlauf eines Versuches selten um 2°, wenn die Pflanzen von der stärksten Lampe 30 cm entfernt waren. Dies ist die kürzeste Entfernung, die in Betracht kam. Bei Anwendung der schwachen Lampe betrugen die maximalen Schwankungen weniger als 1°. Die Messungen wurden mit Hilfe eines Aßmannschen Aspirations-Psychrometers ausgeführt. Die erhaltenen Werte sind jeweils bei den Versuchen selbst angegeben.

5. Luftfeuchtigkeit. Ähnlich liegen die Verhältnisse in bezug auf die Feuchtigkeit der Luft. Durch das Kühlwasser, die Temperaturerhöhung seitens der Lampe und den Beobachter selbst wird die Feuchtigkeit der Luft beeinflußt. Von diesen Faktoren scheint sich die Temperaturerhöhung am stärksten auszuwirken. Sie bedingt eine Abnahme des relativen Wassergehalts, bezw. eine Zunahme des Sättigungsdefizits (S.D.). Bei der schwächeren Lampe bleiben die Schwankungen des Wasserdampfdruckes unter 1 mm Quecksilber, d. h. das S.D. darf als konstant angesehen werden. In der Entfernung 30 cm von der starken Lampe steigt das S.D. im Maximum um 2 mm. Das ist ein sehr kleiner Wert, wenn wir ihn mit den bedeutenden Ausschlägen vergleichen, die sich ohne Kühlung ergeben. Auch das S.D. wurde mit Hilfe des Aßmannschen Aspirations-Psychrometers bestimmt. Es ist bei den einzelnen Versuchen in Form einer Kurve angegeben.

2. Feststellung der Transpirationswerte.

Wie S. 767 erwähnt, wurde die Bestimmung der Transpirationswerte durch Wägung auf einer chemischen Wage ausgeführt. Diese Art der Transpirationsmessung beruht auf zwei Voraussetzungen. Erstens soll die Pflanze in dem Versuchsgefäß so abgedichtet sein, daß die in letzterem enthaltene Feuchtigkeit nur durch die Pflanze hindurch nach außen gelangen kann. Zweitens sollen die Gewichtsveränderungen der Pflanze, die nicht durch Transpiration, sondern

durch andere physiologische Vorgänge bewirkt werden, relativ klein sein. Ein blinder Parallelversuch, bei dem statt einer Pflanze ein Glasstab in der mit feuchter Erde gefüllten Flasche eingedichtet worden war, ergab, daß bei Ausschluß der Transpiration der Gewichtsverlust weniger als 1 mg pro Stunde betrug. Die Gewichtsveränderung durch Assimilation und Atmung beträgt bei kleinen Krautpflanzen, wie bekannt, weit weniger als 1 mg pro Stunde. Ich werde übrigens später zeigen, wie sich das für meine Versuche auch durch Rechnung feststellen ließ. Da meine Wägungen nur auf 1 mg genau ausgeführt werden konnten, liegen die Beträge dieser störenden Einflüsse innerhalb der Fehlergrenze. Andererseits darf man aber bei der Beurteilung der festgestellten Transpirationsraten nicht vergessen, daß nur solche Differenzen als sicher anzusehen sind, die mehr als 2 mg ausmachen.

3. Die Versuchspflanzen und ihre Anzucht.

Als Versuchspflanzen wurden zu den Transpirationsversuchen *Veronica Beccabunga* und *Hieracium Pilosella* verwendet. Beide Pflanzen wachsen mit Vorliebe an sonnigen Standorten. Während sich aber *Hieracium* an trockenen Plätzen findet, wuchert *Veronica* meist in niedrigem Wasser, in offenen Gräben und Bächen. Da sich beide Pflanzen leicht vegetativ vermehren lassen, bieten sie den Vorteil, daß für einen Versuch drei Exemplare vom gleichen Stock zugleich untersucht werden können. Diese Gleichförmigkeit des Materials erlaubt, die individuellen Verschiedenheiten der in einem Versuch verwendeten Pflanzen in weitgehendem Maße auszuschalten.

Zu den später zu beschreibenden Versuchen über die Absorption des Wassers zog ich auch *Myosotis palustris* heran, um nicht auf die Resultate mit einer einzigen Sumpfpflanze angewiesen zu sein.

Einige Wochen vor dem Versuch wurden die Versuchsexemplare in weithalsige Pulverfläschchen von 18 oder 35 cm^3 Inhalt eingepflanzt. Dabei wurde schon vor dem Einsetzen ein in der Mitte durchlochtes Stück Gummistoff über die Wurzeln gezogen, das später zur Abdichtung diente. Das läßt sich ohne Schädigung der Pflanze leicht durchführen, wenn die Wurzeln in das eine Ende eines mit Wasser gefüllten Glasröhrchens geschoben werden, dessen anderes Ende zu einer Spitze ausgezogen ist. So gleitet der Gummi, besonders wenn er benetzt ist, leicht über die Spitze und über die Röhre an den Stengel oberhalb der Wurzeln und legt sich ihm dicht an.

4. Gang der Versuche.

Am Vorabend des Versuchstages erhielten die Pflanzen genügend Wasser. Dann wurde der Gummi mit einer dünnen Schnur am Flaschenhals festgebunden, der vorher mit einem Isolierband umwickelt worden war. Der Stengel wurde mit Kakaobutter abgedichtet, und die Schnur, zur Ausschaltung ihrer hygroskopischen Eigenschaften, mit heißem Paraffin durchtränkt. Auf diese Weise wurde ein hermetischer Verschluß erreicht. Nach Beendigung dieser Manipulationen wurden die Pflanzen gewogen und dann verdunkelt. Darauf stellte ich mit dem Aßmannschen Psychrometer die Lufttemperatur und das S.D. fest. Am folgenden Morgen um 7 oder 8 Uhr erfolgte die zweite Wägung. Sogleich nachher wurde jede Pflanze der Lichtintensität ausgesetzt, in der sie bis zum Ende des Versuches bleiben sollte. Den ganzen Tag hindurch wiederholte ich stündlich die Wägungen und die Ablesungen am Aßmannschen Psychrometer. Nach Schluß des Versuches wurde die transpirierende Oberfläche der Pflanzen, sowie das Frisch- und Trockengewicht nach üblichen Methoden ermittelt.

5. Darstellung der Ergebnisse.

Aus den zahlreichen Versuchsprotokollen, die am Schluß der Arbeit in Tabellenform wiedergegeben sind, greife ich von jeder Versuchsgruppe mit gleicher Lichtintensität einen Versuch heraus und stelle ihn in Kurvenform dar, weil sich so der Gesamtverlauf in allen Einzelheiten am besten überblicken läßt. Die Zeit ist auf der Abszissenachse, die stündlichen Transpirationswerte auf der Ordinatenachse abgetragen. Die der Belichtung vorangehende Dunkelperiode ist von der Belichtungsperiode durch einen Pfeil deutlich getrennt. Um die Transpirationswerte der einzelnen Versuchspflanzen miteinander vergleichen zu können und um die Darstellung zu vereinfachen, gebe ich in den Kurven nicht die absoluten, sondern die auf 1 cm^2 einfache transpirierende Oberfläche (Fläche der Blätter nur einmal gerechnet) bezogenen relativen Werte an. Dadurch kommt die Übereinstimmung der meist drei für einen Versuch verwendeten Individuen, die ja von demselben Mutterindividuum abstammen, deutlicher zur Darstellung, als wenn die für verschieden große Oberflächen gewonnenen absoluten Werte aufgezeichnet würden. Von den Transpirationskurven in Treppen-

form heben sich auf allen Figuren die beiden unteren Kurven ab. Von diesen gibt die obere den Verlauf der Temperatur wieder, die untere den Verlauf des S.D. Die entsprechenden numerischen Werte sind auf den beiden Ordinaten rechts aufgetragen, während die Zahlen auf der Ordinate der linken Seite sich auf die Transpiration beziehen (mg pro cm^2 Oberfläche pro Stunde).

6. Ergebnisse der Versuche.

Im folgenden sei nun der Verlauf der Transpiration während einiger Versuche an Hand der Figuren besprochen.

a) *Veronica Beccabunga.*

1. Versuch (Fig. 1, Tab. 1); 11. März 1931; Licht 8 Lux; Temp. 17,1—17,8°; S.D. 7,1—7,8 (vgl. auch Tab. 2).

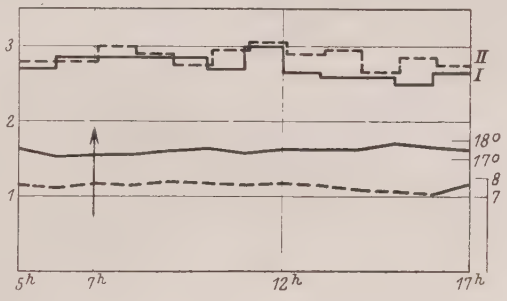

Fig. 1.

1. Versuch. 11. März 1931. Transpiration von *Veronica Beccabunga* in mg pro cm^2 transpirierende Oberfläche pro Stunde. Beleuchtungsintensität: 8 Lux. Pfeil = Beginn der Belichtung. Zweitunterste Kurve = Temperatur. Unterste Kurve = Sättigungsdefizit.

Bei der geringen Beleuchtungsstärke, die in diesem Versuch auf die Pflanzen und ihre Transpiration einwirkte, muß man sich die Frage vorlegen: Unterscheidet sich die bei dieser Lichtintensität erfolgende Transpiration überhaupt von derjenigen im Dunkeln? Um dies entscheiden zu können, bestimmte ich die Transpiration für jede der beiden letzten Dunkelstunden getrennt.

Die Kurven beider Pflanzen zeichnen sich durch außerordentlich geringe Schwankungen aus. Diejenige der Pflanze *I* läßt nach Beginn dieser schwachen Beleuchtung keine Zunahme der Transpiration erkennen. Der schon in der letzten Dunkelstunde erhaltene Wert bleibt während der drei ersten Lichtstunden konstant, fällt dann sogar trotz Belichtung, nimmt dann zwischen 11 und 12 Uhr relativ stark zu, fällt aber in der nächsten Stunde wieder. Die größte Schwankung (um 12 Uhr) beträgt absolut 5 mg und relativ 11,5 % (bezogen auf den Transpirationswert zwischen 11 und 12 Uhr als

100 %); sie liegt also außerhalb der Fehlergrenze. Der Transpirationswert zwischen 11 und 12 Uhr ist der einzige Wert, der sich über denjenigen der letzten Dunkelstunde erhebt. Die Belichtung hat also die Transpiration höchstens in dieser Stunde wesentlich gefördert.

Die Kurve der *II.* Pflanze zeigt bei Beginn der Belichtung einen kleinen Anstieg des Transpirationswertes; sie fällt jedoch gleich wieder und zeigt nachher ähnliche Schwankungen. Um 14 Uhr weist sie den größten Sprung auf, nämlich eine Abnahme um 6 mg oder 8 %. Da diese trotz Konstanz der gemessenen Außenfaktoren eintrat, muß sie durch einen andern Einfluß bedingt gewesen sein. Im Gegensatz zur Kurve *I* liegt hier die Mehrzahl der Transpirationswerte bei Belichtung höher als im Dunkeln.

Das Verhalten dieser beiden Versuchspflanzen zeigt demnach, daß eine Lichtintensität von 8 Lux bei den sonst bestehenden Bedingungen von Luftfeuchtigkeit und Temperatur die Transpiration nur bei einem Individuum gegenüber der Dunkelheit etwas steigern konnte, beim anderen jedoch nicht. Ähnlich reagierten drei andere Exemplare, die am 19. März 1931 unter denselben Bedingungen der Belichtungsstärke von 8 Lux ausgesetzt wurden (Tab. 2). Diese Lichtstärke scheint somit gerade an der unteren Grenze zu liegen, bei der eine Transpirationssteigerung nicht mehr oder gerade noch hervorgerufen wird. Da die Transpiration in diesen Fällen um einen Mittelwert ziemlich gleichmäßig schwankt, muß sie als annähernd konstant bezeichnet werden.

3. Versuch (Fig. 2, Tab. 3); 17. Januar 1931; Licht 100 Lux; Temp. 16,5—17,0°; S.D. 5,6—6,0 (vgl. auch Tab. 4).

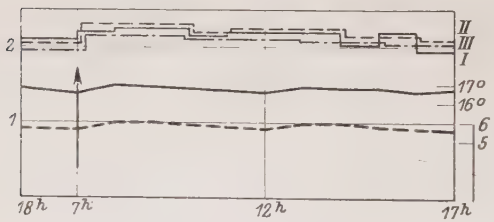

Fig. 2. 3. Versuch. 17. Januar 1931. Transpiration von *Veronica Beccabunga*. Beleuchtungsintensität: 100 Lux.

Der Versuch unterscheidet sich vom vorigen durch die stärkere Lichtintensität sowie durch die Art der Bestimmung des Transpirationswertes im Dunkeln. Ich stellte, wie S. 770 angegeben ist, den Gewichtsverlust während der ganzen Dunkelperiode fest und berechnete aus diesem die Stundenwerte. Die Lichtintensität von 100 Lux genügt bei allen drei Individuen, um eine Transpirations-

steigerung hervorzurufen. Da aber diese Steigerung ziemlich gering ist, muß untersucht werden, ob sie wirklich außerhalb der Fehlergrenze liegt. Die absoluten Werte der Zunahme betragen: 2, 10 und 7 mg. Läge das Resultat einer einzigen Versuchspflanze vor, oder wäre nur bei einer von den dreien eine Erhöhung gefunden worden, so würden diese Werte die Frage eines Lichteinflusses kaum außer Zweifel stellen. Da aber alle Exemplare gleichsinnig reagierten und zudem eine weitere Versuchsgruppe von drei Pflanzen sich ebenso verhielt (die entsprechenden Werte betrugen 14, 13 und 7 mg, vgl. Tab. 4), ist das Resultat eindeutig: Bei Belichtung mit 100 Lux setzte eine Transpirationserhöhung ein, die sich über 1—2 Stunden erstreckte.

Auf diese Erhöhung folgten im Laufe der Versuchszeit nur einige sehr kleine Änderungen der Transpirationswerte. Die maximalen absoluten Änderungen von einer Stunde zur nächsten betrugen: 6, 5 und 2 mg, relativ (die vorherigen Stundenwerte = 100 %) 10,5 %, 6 % und 3,5 %. Wichtig ist die Tatsache, daß diese Änderungen keineswegs immer auf dieselbe Stunde fallen, wie es bei der Transpirationserhöhung infolge des Übergangs aus dem Dunkeln in das Licht der Fall ist. Der Verlauf der Transpiration verhält sich also wiederum, nachdem einmal die entsprechende Höhe erreicht ist, innerhalb ziemlich enger Grenzen konstant.

5. Versuch (Fig. 3, Tab. 5); 2. Januar 1931; Licht 30000 Lux; Temp. 18,4—20,6°; S.D. 8,0—9,8 (vgl. auch Tab. 6).

Alle weiteren Versuche mit *Veronica Beccabunga* — sie sind weitaus in der Mehrzahl — wurden mit der starken Halbwattlampe durchgeführt. Die Pflanzen wurden ihr aber höchstens bis zu 30 cm genähert; so betrug die Belichtungsintensität 30000 Lux.

Im Gegensatz zu den Versuchen mit niedriger Lichtintensität folgte hier auf die Belichtung bei allen drei Individuen ein mehrstündiger Anstieg der Transpiration; in den ersten Stunden ist dieser Anstieg ziemlich steil, flacht sich dann aber allmählich ab. Drücken wir die stündliche Zunahme der Transpiration in Prozenten aus, bezogen auf die Transpiration im Dunkeln als 100 %, so ergeben sich für die aufeinander folgenden Stunden bei den drei Individuen folgende Zahlen: Pflanze *I:* 23 %, 19 %, 30,5 %, 21 %, 9,5 %, 4 %; Pflanze *II*: 38 %, 25 %, 19,5 %, 20,5 %, 12,5 %; Pflanze *III:* 41 %, 30,5 %, 19 %, 19 %, 4,5 %. In der 5. Stunde erreichen die drei Kurven ihr Maximum. Bei dieser Intensität blieb alsdann die Transpiration während der folgenden 13 Stunden, mit geringen

Schwankungen um den Maximalwert. Diese Schwankungen sind aber so klein, daß man von Konstanz der Transpiration sprechen kann. Während die Transpirationskurven bei anderen unter gleichen Bedingungen angestellten Versuchen (Tab. 6 u. 7, vgl. auch die entsprechenden Absorptionsversuche Tab. 14—18) bisweilen eine schwache Tendenz zu steigen oder zu fallen aufweisen, ist hier von einer solchen Tendenz nichts zu bemerken. Von 11—24 Uhr betragen nämlich die maximalen Abweichungen vom Mittelwert 4,1 %, 6,5 %, 5,5 %. Diese Abweichungen müssen in Anbetracht der langen Dauer von 13 Stunden als sehr klein bezeichnet werden. Sehr schön ist hier auch die Übereinstimmung der relativen Werte der drei gleichzeitig untersuchten Individuen.

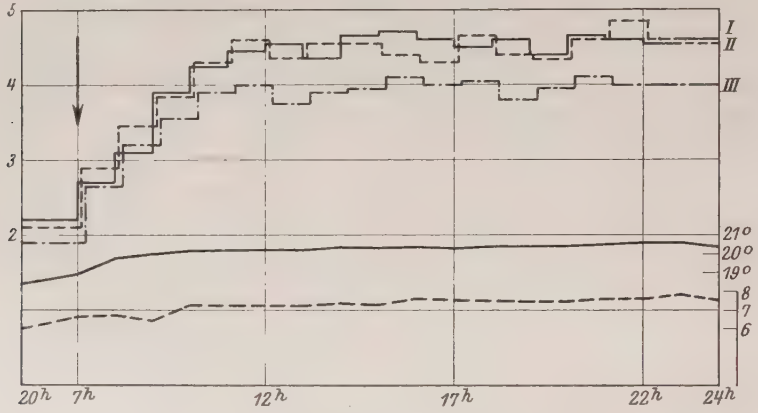

Fig. 3. 5. Versuch. 2. Januar 1931. Transpiration von *Veronica Beccabunga*. Beleuchtungsintensität: 30000 Lux.

Um die Gesamterhöhung der Transpiration zahlenmäßig fassen zu können, setze ich die Transpiration im Dunkeln wieder = 100 %. Dann liegen die Durchschnittswerte der drei Pflanzen in der Zeit von 12—24 Uhr bei 206 %, 212 % und 210 %, der Durchschnitt der drei Individuen bei 209 %. Lüdin (1929, S. 205) gibt als Mittel bei seinen Versuchen mit *Veronica* im Dunkeln 3,8 (besserer Wert 2,9) und als Mittel bei 5000 Lux 8,4 mg pro cm^2 Oberfläche und pro Stunde. Das gibt, die Dunkelwerte wieder gleich 100 % gesetzt, eine mittlere Zunahme bis zu 221 % (290 %). Sie ist also, trotz der schwächeren Lichtintensität, größer als in meinem eben beschriebenen Versuch. In meinem am 5. September 1931 angestellten Versuch stieg die Transpiration bei den drei Individuen auf 360 %, 470 %

und 390 % (Tab. 6). Die Größe des Anstiegs scheint hier von der Vegetationsperiode abhängig zu sein; der Sinn des Verlaufs bleibt dabei derselbe.

b) *Hieracium Pilosella.*

7. Versuch (Fig. 4, Tab. 7); 19. März 1931; Licht 8 Lux; Temp. 18,0—18,6°; S.D. 6,0—6,4 (vgl. auch Tab. 8).

Der Transpirationswert im Dunkeln wurde in Anbetracht der nachher verwendeten schwachen Belichtung wiederum durch Wägung in jeder der beiden letzten Stunden vor der Lichtperiode einzeln bestimmt. Während der ersten Lichtstunde trat bei Individuum *I* und *III* eine schwache Abnahme, beim *II.* eine unmerkliche Zunahme ein. Erst in der zweiten Stunde stieg die Transpiration bei allen drei schwach an. Da es sich um kleine absolute Beträge (8, 5, 4 mg) handelt, ist der tatsächliche Anstieg nur durch das gleichsinnige Verhalten der drei Parallelexemplare gesichert. Dann aber fiel die Transpiration fast stetig, und zwar etwas unter den Wert, den sie im Dunkeln gezeigt hatte.

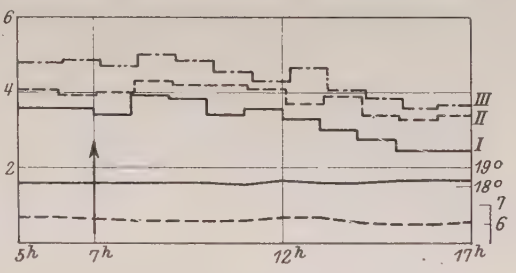

Fig. 4. 7. Versuch. 19. März 1931. Transpiration von *Hieracium Pilosella.* Beleuchtungsintensität: 8 Lux.

9. Versuch (Fig. 5, Tab. 9); 2. Januar 1931; Licht 30000 Lux; Temp. 18,4—20,6°; S.D. 8,0—9,8 (vgl. auch Tab. 10 u. 11).

Wir verfolgen zunächst den Verlauf der Kurve *I.* Unmittelbar nach der Belichtung setzte eine Steigerung der Transpiration um 213 % ein (im Dunkeln = 100 %). Hiermit gelangte diese schon in der ersten Stunde zu einem Maximum, das später nicht mehr erreicht wurde. In der 2. und 3. Stunde folgte ein Fallen, darauf wieder ein Anstieg, der zu einem zweiten, nicht ganz so hohen Maximum führte; alsdann trat wieder ein Abfall der Transpiration ein usw. Erst in der letzten Stunde konnte sie sich offenbar wieder auf einer gewissen Höhe halten. Ähnlich verhält sich Kurve *II.* Die Maxima liegen etwas niedriger, und das allmähliche Abklingen der Schwankungen des Transpirationswertes in den letzten Stunden zeigt sich deutlicher.

Wie diese beiden Kurven verhalten sich die für *Hieracium* unter gleichen Bedingungen gewonnenen fast durchweg. So zeigen in zwei andern Versuchen (Tab. 10 u. 11) mit gleicher Lichtintensität alle drei Parallelexemplare dasselbe Verhalten, allerdings bei etwas kleinerer Amplitude. Man muß daher den Transpirationsverlauf des *III.* Individuums als Ausnahme bezeichnen, da es sein erstes Maximum erst in der 4. Stunde erreicht. Von diesem Zeitpunkt an verhält sich die Kurve wie alle anderen.

Die theoretischen Schlüsse, die aus diesen Versuchen gezogen werden können, werde ich später im Zusammenhang mit den weiterhin angestellten Untersuchungen erörtern.

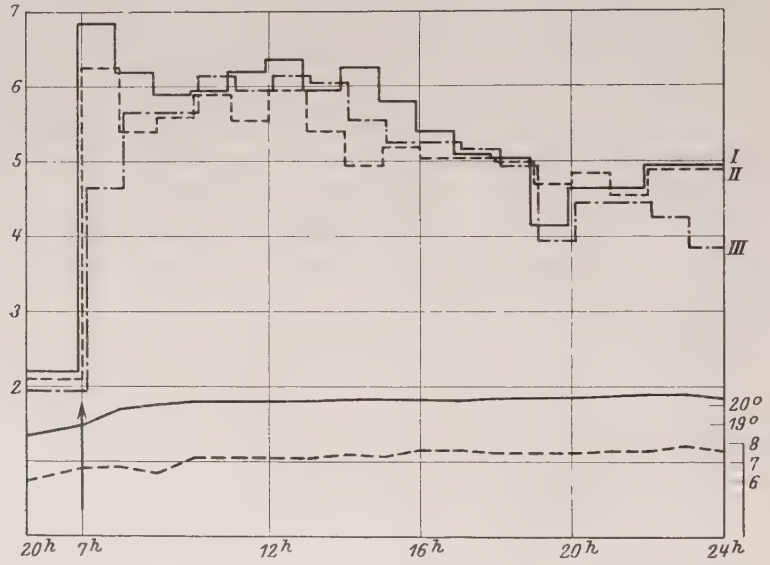

Fig. 5. 9. Versuch. 2. Januar 1931. Transpiration von *Hieracium Pilosella*. Beleuchtungsintensität: 30000 Lux.

Abschnitt II.

Absorptions- und Transpirationsversuche.

Transpirationsversuche von der Art der bisher beschriebenen befriedigen nicht vollständig. Zwar geben sie von der Transpiration als solcher ein richtiges Bild. Da aber die Transpiration nur einen Teil der ganzen Wasserbilanz der Pflanze darstellt, und die Transpirationsmessungen letzten Endes darauf hinauslaufen, den Wasserhaushalt der Pflanze kennenzulernen, kann sie diesen nur teilweise

aufhellen. Sehen wir vom Wasser ab, das in die Assimilation und in andere Stoffwechselprozesse einbezogen wird, so sind es hauptsächlich drei Komponenten, welche die Wasserbilanz bedingen, nämlich die Aufnahme, der Transport des Wassers durch Leitbahnen und Gewebe, und schließlich die Abgabe des Wassers bei der Transpiration oder der Guttation. Je mehr man von diesen drei Komponenten erfaßt, ein um so besseres Bild wird man von der Wasserbilanz erhalten. Ich versuchte darum gleichzeitig mit der Transpiration einer Versuchspflanze auch deren Wasseraufnahme zu messen.

Bisherige Absorptions- und Transpirationsmessungen. Die Idee, Wasseraufnahme und -abgabe gleichzeitig zu messen, ist nicht neu. So berichtet schon vor fast 2 Jahrhunderten der englische Pflanzenphysiologe Hales (1748, S. 17): „Im Monat Augusti riss ich einen großen Zwerg-Birnbaum aus, der 71 Pfund 8 Untzen schwer war; legte dessen Wurtzeln in eine dazu ausgemessene Quantität Wasser. Daraus zog er in 10 Tages-Stunden 15 Pfund, und dunstete in gleicher Zeit 15 Pfund 8 Untzen aus." Das ist im Prinzip derselbe Versuch, den wir heute mit dem wägbaren Potometer ausführen. Pfeffer (1897, S. 223) gab die heute meist gebräuchliche Form des Potometers an. Es besteht aus einem mit Wasser gefüllten Gefäß, in dessen obere Öffnung die zu untersuchende Pflanze und ein Thermometer eingedichtet werden. Mit dem Wasser dieses Gefäßes kommuniziert eine seitlich angebrachte Röhre, resp. Kapillare, die mit einer Skala versehen ist. An dieser wird die Wasseraufnahme durch die Pflanze abgelesen. Dem Skalenrohr gab Pfeffer eine horizontale Lage, damit infolge des Zurückweichens des Wassers in diesem Rohr der Druck des Wassers auf die Wurzeln sich nicht ändere. Pfeffer faßt die damals bekannten Tatsachen folgendermaßen zusammen (S. 214): „Übrigens ist seit Hales auf solche Weise vielfach konstatiert, daß unter konstanten Verhältnissen gleichviel Wasser aufgenommen und ausgegeben wird, daß aber bei Steigerung der Transpiration bis zum realisierten Übergang auf den Gleichgewichtszustand die Transpiration überwiegt." Mit diesen Worten hat Pfeffer offenbar auch die von Vesque (1878, S. 201) erhaltenen Resultate in der Hauptsache wiedergegeben. Ein etwas anderes Ergebnis hatte Unger (1861, S. 364) aus seinen Versuchen mit *Polygonum lapathifolium* Ait. gewonnen, bei denen er die Ablesungen am Potometer und die Wägungen in Abständen von 48 Stunden vorgenommen hatte. Er schreibt: „Hieraus ist ohne Widerrede ersichtlich, daß in der That in der normal vegetirenden Pflanze die Aufsaugung die Ausdünstung überwiegt, daß dieser Antheil aber im günstigsten Falle 7,5 Proz. beträgt und in der Folge mit dem Altern und Siechen der Pflanze der Gestalt abnimmt, daß zuletzt die Verdunstung über die Aufsaugung das Nebengewicht erlangt." Burgerstein (1920, S. 32) hat die späteren Arbeiten über dieses Problem zusammengestellt. Keiner der von ihm erwähnten Forscher stellte sich aber diese Frage in erster Linie; vielmehr handelte es sich durchweg um Ergänzungsversuche, die beiläufig erwähnt werden. Lloyd (1908, S. 20) mißt in seinen Arbeiten über die Abhängigkeit der Transpiration von den Spaltöffnungsbewegungen vielfach statt der Transpiration die Absorption und gibt sich in einigen Versuchen mit abgeschnittenen Sprossen Rechenschaft darüber, innerhalb welcher Fehlergrenzen man die Aufnahme für die Abgabe des Wassers einsetzen darf. Auch Renner (1911, S. 181) und Roshardt (1910, S. 352) haben solche Versuche nur nebenbei ausgeführt, dabei aber die Ausdehnung des Wassers im Potometer infolge eventueller Temperaturschwankungen nicht berücksichtigt. Ich stelle das nur fest, um zu zeigen, daß diese gelegentlichen Versuche mit

Vorsicht zu gebrauchen sind. Knight (1917, S. 236 u. 1922, S. 370) operiert in beiden Arbeiten mit abgeschnittenen Sprossen und bestimmt deren Wasseraufnahme und -abgabe mit einem wägbaren Potometer. Mehr Bedeutung kommt den Untersuchungen Livingstons (1917) zu, da sie an bewurzelten Sprossen vorgenommen wurden. Aus neuerer Zeit wäre noch Montfort (1922) zu erwähnen, der im Gegensatz zu den meisten vorhin genannten Forschern das Potometer nicht nur nebenbei, sondern als Hauptapparat verwendet. Er bestimmte durch halbstündige Wägungen und Ablesungen das Verhältnis zwischen Transpiration und Absorption von *Zea Mays* und *Impatiens parviflora* in Knopscher Nährlösung und nach Beeinflussung der Wurzeln mit Hochmoorwasser oder mit Salzlösung und stellte dabei unter anderem folgendes fest: Unter mittleren atmosphärischen Bedingungen ist der transpiratorische Quotient $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Absorption}}$ in Knopscher Nährlösung und in Hochmoorwasser meist größer als 1.

Aus dieser Literaturzusammenstellung geht somit hervor, daß die Ansichten der Forscher über die wechselseitigen Beziehungen zwischen Absorption und Transpiration noch auseinandergehen. Ich habe deshalb eine größere Anzahl solcher Potometerversuche angestellt.

1. Technik; das von mir verwendete Potometer.

Von den in der Literatur beschriebenen wägbaren Potometern erschien für meine Zwecke keines geeignet. An das von mir konstruierte stellte ich folgende Anforderungen:

1. Das Potometer soll die in einer Stunde aufgenommene Wassermenge ungefähr mit der gleichen Genauigkeit zu messen erlauben wie die Wage die stündlichen Transpirationswerte. Da mit dieser auf 1 mg genau gewogen wird, soll auch die Ablesung am Potometer auf 1 mm^3 Wasser genau sein.

2. Da die Versuche, wenn immer möglich, über einen Tag ausgedehnt werden sollen, muß das Volumen des Skalenrohrs so groß sein, daß das darin enthaltene und meßbare Wasser ungefähr der Wasseraufnahme meiner Versuchspflanzen während eines Tages entspricht.

3. Das Potometer muß handlich sein, damit es bequem und rasch vom Expositionsort auf die Wage gestellt werden kann; es muß stabil sein, damit es beim Experimentieren nicht umfällt; es muß so leicht sein, daß es samt Pflanze und Wasser die maximale Belastung der Wage nicht erreicht.

4. Die Temperatur der im Potometer enthaltenen Flüssigkeit muß gemessen werden, und zwar so genau, daß Fehler, die durch Temperaturänderungen dieser Flüssigkeit hervorgerufen werden und sich 1 mm^3 nähern, korrigiert werden können.

Diesen Anforderungen suchte ich in folgender Weise zu genügen: Als Potometergefäß eignete sich ein Erlenmeyerkölbchen, da die tiefe Lage seines Schwerpunktes eine gewisse Standfestigkeit sichert (Fig. 6). Für die Aufnahme der Wurzeln meiner Versuchspflanzen genügte ein Volumen von 40 cm^3 vollkommen. In den Hals des Kölbchens wurde die Versuchspflanze mit Hilfe eines durchbohrten Gummistopfens eingedichtet. Außerdem wurden in seiner Seitenwand für die Aufnahme der Kapillare und des Thermometers schräg übereinanderstehend je ein Tubus angebracht. Die drei ersten Bedingungen konnten am besten durch mäanderförmige Krümmung der Kapillare erfüllt werden. In dieser Form nimmt die Kapillare trotz ihrer Länge nur einen kleinen Raum in Anspruch, so daß sie die Wägung auf einer Präzisionswage erlaubt. Der graduierte Teil der Kapillare ist 60 cm lang; er verteilt sich auf sechs gerade, gleich lange Strekken und auf fünf enge Krümmungen; der Krümmungsradius der mittleren Biegung ist etwas größer als die anderen, damit zwischen der dritten und vierten geraden Teilstrecke für den Kölbchenhals Platz bleibt. Das eine Ende der Kapillare ist frei, das andere ist schräg abwärts gebogen und ist mit Hilfe eines durchbohrten Gummistopfens in den oberen seitlichen Tubus eingedichtet. Die in ihm enthaltene Flüssigkeit kommuniziert auf diese Weise mit derjenigen des Kölbchens.

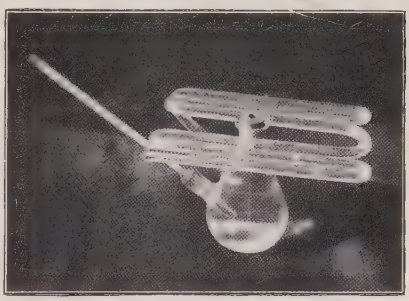

Fig. 6. Potometer.

Die Kapillare hat einen lichten Durchmesser von 1,45 mm und demnach in ihrem graduierten Teil ein Volumen von 1 cm^3. Dieses ist in 500 Teile unterteilt. Die Teilstriche stehen 1,2 mm voneinander entfernt; halbe Skalenteile, d. h. Kubikmillimeter Wasser, können darum mit Leichtigkeit abgelesen werden. Für den Tagesbedarf meiner Versuchspflanzen genügte meist 1 cm^3 Wasser. Sehr starke Lichtintensität (30000 Lux) steigerte allerdings die Transpiration und infolgedessen auch die Absorption so sehr, daß die Kapillare oft schon nach 4 bis 6 Stunden leer war. Durch die Wahl kleiner Versuchspflanzen konnte ich aber die Versuchsdauer genügend verlängern, sowie dadurch, daß die Pflanzen nicht während

der ganzen Nacht, sondern erst während der drei letzten Dunkelstunden im Potometer gehalten wurden.

Das Gesamtgewicht von Potometer, Nährlösung und Pflanze betrug 101—104 g. Es erreichte also die zulässige Maximalbelastung meiner Wage von 200 g längst nicht. Das Thermometer ist im unteren seitlichen Tubus mit einem Glasschliff eingelassen. Es ist in Fünftel Grade eingeteilt, so daß Zehntel, nötigenfalls Zwanzigstel abgelesen werden können. Den Fehler, den die Erhöhung der Wassertemperatur im Kölbchen zur Folge hat, habe ich auf empirischem Wege bestimmt. Er beträgt für $^1/_{10}{}^0$ durchschnittlich 0,8 mm^3. Trotz dem Abschatten des Lichts vom Potometerkölbchen traten in diesem bisweilen Temperaturerhöhungen bis zu 1^0 auf, so daß in diesen Fällen Korrekturen bis zu 8 mm^3 angebracht werden mußten. Ohne diese Korrektur wäre somit die Potometerablesung wertlos.

2. Genauigkeit.

Von den Fehlerquellen wurde die eine soeben erwähnt. Die Temperaturschwankungen könnten aber noch einen weiteren Fehler bedingen, weil 1 cm^3 Wasser streng genommen nur bei 4^0 C 1 g wiegt. Noch bei 20^0 ist aber die Abweichung kleiner als $1\ ^0/_{00}$; ich brauche sie also nicht zu berücksichtigen.

Die wichtigste Fehlerquelle liegt aber in der ungenauen Graduierung der Kapillare. In den gebogenen Teilen können diese Fehler 20 % erreichen. Ich habe deshalb mit einem gewogenen Quecksilberfaden die Skala von 5 zu 5 Teilstrichen nachgeprüft und innerhalb dieser Teilstriche linear unterteilt. Die so ermittelten wahren Werte aller 500 Intervalle wurden in eine Eichtabelle eingetragen. Auf diese Weise konnte der maximale Fehler auf 3 % heruntergedrückt werden. Durch wiederholte Wägungen habe ich festgestellt, daß der graduierte Teil der Kapillare nahezu genau 1 cm^3 = 1 g aufnimmt; Abweichungen von diesem Wert wurden in der Eichtabelle berücksichtigt.

3. Versuchspflanzen.

Bei Potometerversuchen kann man als Substrat der Pflanze nur Wasser oder wäßrige Lösungen verwenden, weil jede Luftblase die Genauigkeit der Ablesung stark herabsetzen würde. In diese Flüssigkeiten taucht man das Wurzelsystem intakter Pflanzen oder

die Schnittfläche abgeschnittener Sprosse. Die Erkenntnis, daß Versuche mit abgeschnittenen Sprossen, d. h. mit verletzten Pflanzen ohne ihre eigentlichen Aufnahmsorgane, nur unter ganz bestimmten, für jeden Einzelfall besonders zu prüfenden Vorsichtsmaßregeln verwertbare Resultate geben, hat sich noch nicht genügend durchgesetzt. Daß aber diese Erkenntnis richtig ist, ergaben einige vergleichende Versuche mit abgeschnittenen Sprossen. Im übrigen habe ich aber ausschließlich mit intakten, bewurzelten Pflanzen gearbeitet, die in 0,2 % Knopscher Nährlösung gezogen worden waren.

Um bei den Potometerversuchen Pflanzen auf ihre Wasserabsorption unter denselben Bedingungen untersuchen zu können, unter denen sie an ihren natürlichen Standorten das Wasser aufnehmen, habe ich zunächst nur Sumpfpflanzen dazu verwendet, nämlich *Veronica Beccabunga* und *Myosotis palustris*. Orientierende Versuche hatten nämlich ergeben, daß wenigstens ihre Transpiration den gleichen Verlauf zeigt, ob sie nun in Nährlösung oder in feuchter Erde wurzeln, während dies bei *Hieracium Pilosella* nicht der Fall ist.

4. Gang der Versuche.

Die Versuche wurden im allgemeinen in derselben Weise durchgeführt wie die zuerst beschriebenen Transpirationsversuche. Nach der Dunkelperiode der Nacht wurden die Pflanzen einen Tag hindurch mit einer bestimmten Lichtintensität bestrahlt, wobei ich stündlich Absorption und Transpiration maß. Zuerst las ich jeweils die Kapillare ab, alsdann die Temperatur der Potometerflüssigkeit; hierauf wog ich das Potometer, wozu ich nach einiger Übung nur noch $1—1^1/_2$ Minuten brauchte. Das Potometer brachte ich dann sogleich wieder an seinen Platz zurück und notierte das Resultat der Wägung. Zwischen Potometerablesung und Wägung verstrichen in der Regel 2 Minuten.

5. Darstellung der Ergebnisse.

Bei der graphischen Darstellung der Versuchsresultate wandte ich soweit wie möglich dieselbe Methode an wie bei den Transpirationsversuchen. Die ausgezogenen Treppenkurven bezeichnen durchweg die Transpiration, die gestrichelten die Wasseraufnahme. Verschiedene Pflanzen sind durch verschiedene Dicken der Kurvenlinien kenntlich gemacht. Im allgemeinen mußte ich mich auf die

Darstellung der Resultate von zwei Pflanzen in einem Koordinatensystem beschränken, da bei mehr als vier Kurven die Übersicht und damit der Hauptvorteil der graphischen Darstellung verlorengeht. Darum wählte ich auch unter den drei gleichzeitig untersuchten Individuen diejenigen zur graphischen Darstellung, deren relative Werte möglichst verschieden waren. In den Tabellen finden sich dagegen die Resultate aller Individuen eines Versuchs.

6. Ergebnisse der Versuche.

Für diese Versuche benutzte ich durchweg die Halbwattlampe; die Potometer stellte ich in Abständen von 1,2 m, 0,8 m, 0,3 m auf, so daß die Beleuchtungsstärken 2100, 4700, 30000 Lux betrugen.

Sämtliche zu den Versuchen verwendeten Pflanzen habe ich demselben Standort entnommen und unter denselben Bedingungen kultiviert. Außerdem wurden in Versuchen, bei denen die Reaktion einzelner Exemplare mit der Reaktion von Kontrollexemplaren verglichen werden sollte, wiederum Tochterindividuen von derselben Mutterpflanze verwendet. Wo dies geschah, habe ich es ausdrücklich angegeben.

a) *Veronica Beccabunga.*

α) Intakte, bewurzelte Pflanzen.

Ich beginne auch hier mit der Besprechung der Versuche bei niedrigen Lichtintensitäten und lasse die mit höheren später folgen.

12. Versuch (Fig. 7, Tab. 12); 16. September 1931; Licht 2100 Lux; Temp. 14,8—16,5°; S.D. 2,5—3,1.

Bei diesem Versuch lag das S.D. der Luft wesentlich niedriger als bei den meisten meiner früheren Versuche; das beruhte hauptsächlich auf der um einige Grade niedrigeren Temperatur. Wenn diese Verschiedenheiten nicht größer sind als hier, haben sie nach meinen Beobachtungen auf den Sinn der Kurven keinen Einfluß, vielleicht aber auf ihre Amplitude.

Die Transpiration der im Potometer befindlichen Pflanzen erfolgte gleich wie bei den in Erde wurzelnden der früheren Versuche: Anstieg während einiger Stunden, dann Verharren auf der erreichten maximalen Intensität. Die Absorption des Wassers verlief im allgemeinen parallel zur Transpiration, indem sie bei der Belichtung ebenfalls langsam anstieg und dann einen konstanten Wert annahm.

Dabei blieb sie mit einer einzigen Ausnahme (Pflanze *I*, 10 –11 Uhr) im Dunkeln wie im Lichte etwas höher als die Transpiration. Allerdings handelt es sich bei diesem Überschuß der Absorption oft um kleine absolute Werte. Im vorliegenden Versuch betragen sie z. B. für die Dunkelperiode 2, 6, (2)[1]) mg. Diese an sich kleinen Werte beweisen aber das Überwiegen der Absorption mit genügender Sicherheit und zwar aus zwei Gründen. Zunächst erstreckt sich die Messung über mehrere Stunden, hier über drei, so daß also die gemessenen Werte insgesamt dreimal so groß sind. Außerdem konnte ich dasselbe Verhalten bei 20 von 21 Exemplaren dieser Spezies feststellen. Bei der einzigen Ausnahme waren Absorption und Transpiration gleich groß. So zeigt der fast allgemein fest-

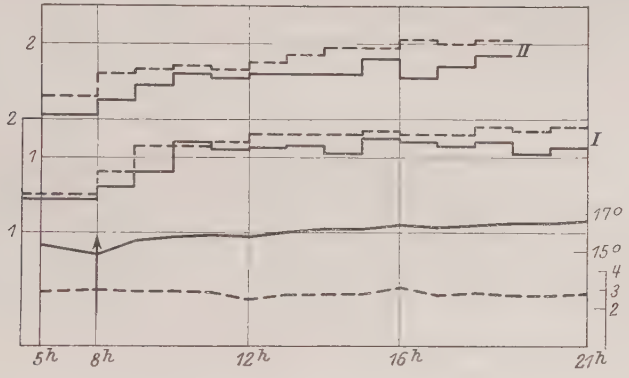

Fig. 7. 12. Versuch. 16. Sept. 1931.

Transpiration und Absorption von *Veronica Beccabunga*. Beleuchtungsintensität: 2100 Lux. Ausgezogene Kurven = Transpiration; gestrichelte Kurven = Absorption. Die Kurven der Pflanze *II* sind der Deutlichkeit wegen etwas nach oben verschoben.

gestellte Überschuß der Absorption über die Transpiration, daß auch der für die einzelnen Stundenwerte festgestellte Überschuß nicht auf Zufall beruht. Auch bei Belichtung war die Absorption fast durchweg um geringe, aber sichere Werte größer als die Transpiration. Wäre nämlich das Überwiegen der Absorption durch eine einmalige Ungenauigkeit bei einer Wägung oder Ablesung des Potometers verursacht, so müßte in der folgenden Stunde die Transpiration scheinbar höher sein. Das Überwiegen der Absorption ist aber nahezu durchgängig.

1) Eingeklammerte Zahlen beziehen sich auf das dritte, in der Figur nicht dargestellte Parallelexemplar.

Während also die beiden Kurven im großen und ganzen parallel verlaufen, weichen sie im kleinen öfters von diesem Parallelismus ab. Dabei zeigt sich, daß kleine Schwankungen der Transpiration die Absorption kaum beeinflussen; die Absorption kann sogar, wie bei Kurve *II* zwischen 16 und 17 Uhr, einen der Transpiration entgegengesetzten Ausschlag aufweisen. Solche einzelne Feststellungen, die kleine Werte betreffen, könnten freilich eventuell als Fehler gedeutet werden. Ich beschränke mich deshalb auf diesen Hinweis und werde im theoretischen Teil nicht weiter darauf eingehen. Im allgemeinen hat es den Anschein, als ob die Absorption eher weniger Schwankungen zeige als die Transpiration; auch da erlaubt meine Versuchstechnik nicht, sichere Aussagen zu machen.

Das Hauptresultat des Versuchs läßt sich also kurz in folgende Worte fassen: Die Absorption meiner Versuchspflanzen war bei 2100 Lux, mit Ausnahme eines Stundenwerts, der Transpiration durchweg schwach überlegen.

13. Versuch (Tab. 13); 5. September 1931; Licht 4700 Lux; Temp. 17,6—19,0°; S.D. 2,5—4,4.

Da die Ergebnisse bei dieser Beleuchtungsstärke zwischen den bei 2100 und 30000 Lux gewonnenen die Mitte halten, verzichte ich auf die Wiedergabe der Kurven und beschränke mich auf die Besprechung der Resultate.

In der Dunkelperiode herrschten dieselben Verhältnisse wie im vorigen Versuch; nur ist hier der Überschuß der Absorption über die Transpiration absolut und relativ größer als bei allen anderen Versuchen; die absoluten Zahlen betragen 7, 6, 9 mg, die relativen werde ich im Abschnitt über den Transpirationsquotienten (S. 810ff.) besprechen. Bei Belichtung zeigte der bekannte Anstieg der Transpiration entsprechend der höheren Beleuchtungsstärke einen etwas steileren Verlauf. Gleichzeitig nahm auch die Absorption zu, aber bedeutend schwächer als die Transpiration, so daß diese in der ersten Stunde Belichtung bei zwei Individuen (*I* und *II*) absolut um 4 bezw. 1 mg größer war als die Absorption, und nur beim *III.* Individuum um 1 mg kleiner. Im Verlauf von 2 Stunden glich sich das wieder aus, und das gewöhnliche Verhältnis Transpiration < Absorption stellte sich wieder her.

Auch bei diesem Versuch können wir sehen, daß die beiden Kurven — in weiten Grenzen — parallelen Verlauf zeigen, daß aber die Absorption mit der starken Transpirationssteigerung

während der ersten Beleuchtungsstunde nicht Schritt zu halten vermag.

Das S.D. macht um 13 Uhr einen ungewöhnlich großen Sprung; von diesem rührt die große Amplitude seiner während dieses Versuches festgestellten Werte von 2,5 bis 4,4 her. Da aber der eben beschriebene, uns hier interessierende Verlauf der Kurve vor diesem Zeitpunkt liegt, konnte diese unerwünschte Zunahme des S.D. das Versuchsresultat nicht stören.

Zusammenfassend wiederhole ich, daß beim Übergang aus der Dunkelheit in eine Belichtung von 4700 Lux die Transpiration bei zwei Individuen während zwei Stunden größer war als die Absorption, und daß nur beim dritten Individuum die Absorption stets die Transpiration überwog.

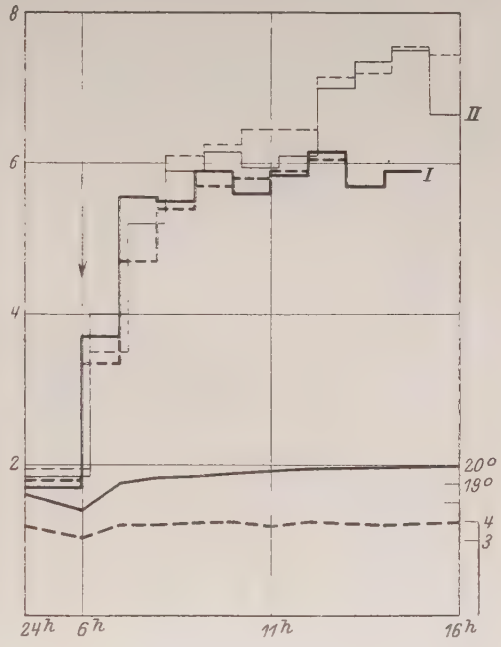

Fig. 8. 14. Versuch. 25. August 1931.

Transpiration und Absorption von *Veronica Beccabunga*. Beleuchtungsintensität: 30000 Lux. Ausgezogene Kurven = Transpiration; gestrichelte Kurven = Absorption.

14. Versuch (Fig. 8, Tab. 14); 25. August 1931; Licht 30000 Lux; Temp. 17,8–20,1°; S.D. 3,1—4,0 (vgl. auch Tab. 15—18).

Die Reaktion der Transpiration auf den Übergang aus der Dunkelheit in diese starke Lichtintensität ist dieselbe wie die im 5. Versuch (S. 774, Fig. 3) erhaltene. Der Sinn der Transpirationskurve ist hier wie dort der gleiche; die Amplitude dagegen ist nunmehr größer, indem die Transpiration gegenüber der Dunkelperiode schließlich auf das 3—4fache stieg. Die Absorption ist im Dunkeln um 2, 2, (4) mg (absolut) höher als die Transpiration. In der ersten Stunde der Belichtung blieb sie aber um 7, 7, (15) mg hinter dieser zurück; doch holte sie den Vorsprung der Transpiration verhältnis-

mäßig rasch wieder ein. In der 3. Stunde Belichtung ist das Verhältnis $\frac{\text{Tr.}}{\text{Abs.}}$ bei allen drei Versuchsexemplaren nahezu gleich 1 geworden (1,02 0,98 1,01). Nachher ist sogar die Absorption fast durchweg wieder etwas größer als die Transpiration. Die Dauer des Zurückbleibens der Absorption ist bei den drei Individuen verschieden, beim *I.* Individuum beträgt sie 4, beim *II.* nur 1, beim *III.* 3 Stunden. In diesen Grenzen hielt sie sich meist auch bei den anderen Versuchen.

Der Überschuß der Absorption bei 30000 Lux ist allerdings bisweilen gering und könnte dann leicht als Zufall oder als Fehler gedeutet werden. Ich konnte dieses Überwiegen aber noch in vier weiteren Versuchen (Tab. 15, 16, 17, 18) feststellen, die unter denselben Bedingungen ausgeführt wurden. Da von den 15 dabei untersuchten Pflanzen 5 so stark transpirierten und absorbierten, daß die graduierte Kapillare nach einigen Stunden leer geworden war, läßt sich über das Verhältnis Transpiration : Absorption dieser Individuen in den späteren Stunden nichts aussagen. Die 10 anderen Pflanzen zeigten aber deutlich ein schwaches Überwiegen der Absorption. Ihr absoluter Betrag ist besonders dann recht klein (1 bis 2 mg), wenn die Transpirationskurven noch weiterhin schwach steigende Tendenz zeigen; der Überschuß liegt aber, z. B. im 18. Versuch (Tab. 18) beim *I.* Individuum, zwischen 14 und 17 Uhr, mit durchschnittlich 7 mg (absolut) bestimmt über der Fehlergrenze. In diesem Versuch sanken eben beide Kurven nach Erreichung des Maximums schwach ab. Auch im 19. Versuch (Fig. 9) zeigt das bewurzelte Kontrollexemplar *III* einen recht erheblichen Überschuß der Absorption.

Im allgemeinen besteht auch in diesen Versuchen mit 30000 Lux Parallelismus zwischen den entsprechenden Absorptions- und Transpirationskurven. Im Gegensatz zur Belichtung von 2100 Lux verlaufen sie aber nicht synchron, vielmehr steigt die Transpiration zuerst an, und erst etwas später folgt die Zunahme der Absorption.

β) Abgeschnittene Sprosse *(Veronica Beccabunga)*.

Neben der weitaus größeren Zahl von Versuchen mit intakten Pflanzen habe ich einige mit abgeschnittenen Sprossen angestellt, um deren Absorptions- und Transpirationsverlauf mit demjenigen intakter Pflanzen vergleichen zu können.

19. Versuch (Fig. 9, Tab. 19); 27. November 1931; Licht 30000 Lux; Temp. 19,6—21,3°; S.D. 6,1—7,6 (vgl. auch Tab. 20—22).

Um individuelle Unterschiede der Versuchspflanzen möglichst auszuschalten, verwendete ich drei Individuen, die ich als Stecklinge aus demselben Stengel gewonnen und unter denselben Bedingungen kultiviert hatte. Bei Pflanze *I* und *II* wurde der untere Stengelteil samt dem Wurzelsystem mit einem scharfen Rasiermesser unter Wasser abgeschnitten. Eine Unterbrechung der in ihren Gefäßen enthaltenen Wasserfäden wurde dadurch auf alle Fälle vermieden. Die *III.* Pflanze blieb als Kontrollexemplar unverletzt.

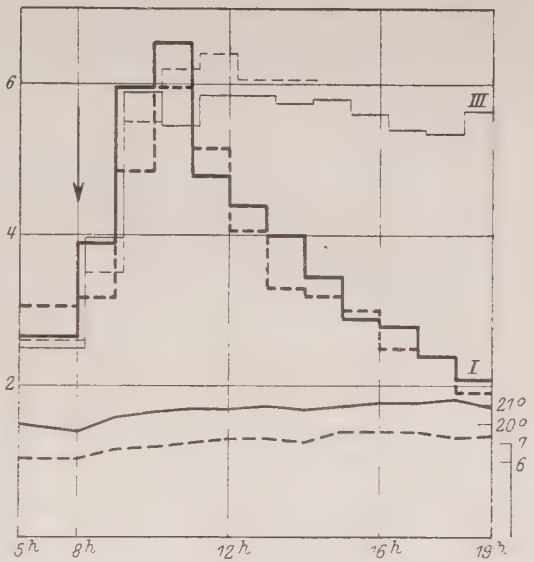

Fig. 9.
19. Versuch. 24. Nov. 1931.
Transpiration und Absorption von *Veronica Beccabunga*.
Beleuchtungsintensität: 30000 Lux.
Pflanze *I* (und *II*) abgeschnittene Sprosse ohne Wurzeln, Pflanze *III* intakt. Ausgezogene Kurven = Transpiration; gestrichelte Kurven = Absorption.

Während der Dunkelperiode verhielten sich die abgeschnittenen Individuen wie das intakte. Nach dem Einsetzen der Belichtung erfolgte der normale Anstieg der Transpiration. Bei den abgeschnittenen Sprossen blieb aber die Absorption schon in der 1. Stunde bedeutend weiter hinter der Transpiration zurück als beim bewurzelten Vergleichsexemplar und vermochte sich auch in der 3. Belichtungsstunde nicht über die Transpiration zu erheben, wie dies beim bewurzelten Individuum der Fall war. Vielmehr trat von der 3. resp. 4. Stunde an ein rapider Abfall von Transpiration und Absorption ein, so daß in der 8. Belichtungsstunde beide Kurven unter

den Wert sanken, den sie in der Dunkelperiode gezeigt hatten. Nicht in allen Versuchen ging der Abfall so weit (vgl. Tab. 20, 21, 22); meist zeigte er aber angenähert die Form einer Exponentialkurve.

Diese Versuche zeigten also, daß in den Dunkelperioden und in den ersten Belichtungsstunden die Transpiration der abgeschnittenen Sprosse hinter derjenigen der intakten bewurzelten Pflanzen nicht zurückblieb, daß aber die Absorption schon in der 1. Belichtungsstunde viel schwächer war als bei den bewurzelten Exemplaren und nur dann größer wurde als die Transpiration, wenn letztere rascher abnahm als die Absorption.

b) *Myosotis palustris.*

23., 24. und 25. Versuch (Fig. 10 u. 11, Tab. 23, 24 u. 25); 29., 12. und 9. September 1931; Licht 2100, 4700 und 30000 Lux.

Mit *Myosotis* wurden die gleichen Versuche — bei den gleichen Beleuchtungsstärken — durchgeführt wie mit intakten Pflanzen von *Veronica Beccabunga*. Da der Verlauf der Kurven im wesentlichen mit dem für letztere beschriebenen übereinstimmt, verzichte ich auf deren eingehende Besprechung.

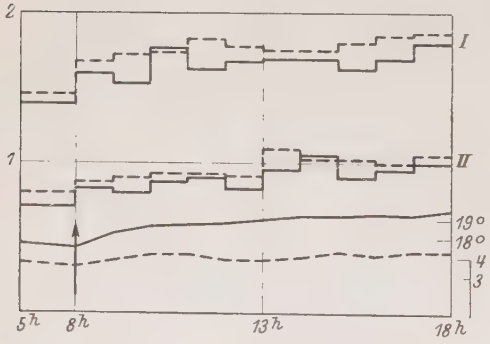

Fig. 10. 23. Versuch. 29. Sept. 1931.
Transpiration und Absorption von *Myosotis palustris*. Beleuchtungsintensität: 2100 Lux. Ausgezogene Kurven = Transpiration; gestrichelte Kurven = Absorption.

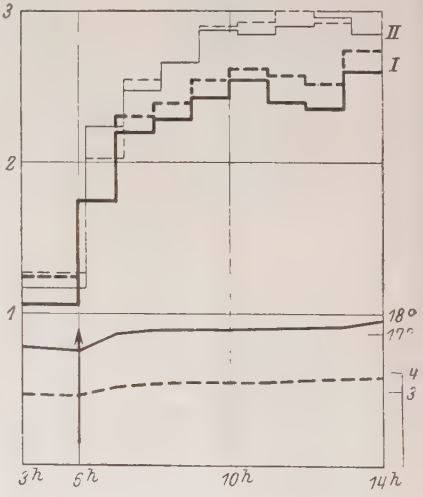

Fig. 11. 25. Versuch. 9. Sept. 1931.
Transpiration und Absorption von *Myosotis palustris*. Beleuchtungsintensität: 30000 Lux. Ausgezogene Kurven = Transpiration; gestrichelte Kurven = Absorption.

Dagegen möchte ich nicht unterlassen, auf eine Besonderheit aufmerksam zu machen. Im 23. Versuch (Fig. 10) kam nämlich neben zwei älteren Pflanzen (*I* und *III*) ein jüngeres Individuum (*II*) zur Untersuchung. Die relativen Werte der beiden älteren decken sich auffallend, so daß nur eine der beiden Kurven gezeichnet zu werden brauchte. Dagegen liegen die relativen Werte der jüngeren Pflanze bedeutend tiefer, während der Sinn des Kurvenverlaufs bei allen derselbe ist.

Ich messe auch bei diesen Versuchen mit *Myosotis palustris* dem Umstand besonderen Wert bei, daß bei 30000 Lux die Absorption nach dem Zurückbleiben in der 1. Belichtungsstunde die Transpiration schon in der 2. Stunde durchweg übersteigt (Fig. 11, Tab. 25). Angesichts des mehrstündig gleichsinnigen Verhaltens muß jedenfalls angenommen werden, daß dieses Ergebnis nicht auf zufällige Fehler zurückgeführt werden kann.

Abschnitt III.

Einfluß festen oder flüssigen Substrats auf Absorption und Transpiration.

Bei einem Vergleich der Transpiration von *Hieracium Pilosella* einerseits sowie *Veronica Beccabunga* und *Myosotis palustris* andererseits springt der prinzipielle Unterschied im Verlauf der Kurven beider Typen ins Auge: bei den beiden Sumpfpflanzen infolge der Belichtung ein allmählicher Anstieg und in der 3.—5. Stunde ein Maximum, um das die Kurve bis zum Schluß des Versuches herumpendelt; bei *Hieracium* dagegen ein rascher Anstieg zum Maximum, alsdann ein starker Abfall, hierauf meist noch ein Anstieg und noch ein Abfall. Da die Wurzeln von *Hieracium* normalerweise in lufthaltigem Boden sich befinden, diejenigen von *Veronica Beccabunga* und *Myosotis palustris* in Wasser tauchen, lag der Gedanke nahe, daß dieser Unterschied die Verschiedenheiten des Transpirationsverlaufes bedinge. Ich habe deshalb einige Versuche angestellt, die zeigen sollten, welchen Verlauf die Transpiration dieser Pflanzen nimmt, wenn *Veronica Beccabunga* in relativ trockener Erde, *Hieracium Pilosella* dagegen in einem flüssigen Substrat wurzelt.

1. *Hieracium Pilosella.*

Zwei Vorversuche (Tab. 26 u. 27) mit je drei Hieracien, die in Knopscher Nährlösung kultiviert worden waren und während des

Versuches auf ihre Absorption und Transpiration untersucht wurden, zeigten einen bisher für *Hieracium* unbekannten Transpirationsverlauf. Um diesen Unterschied recht deutlich hervortreten zu lassen, wurde folgender Versuch durchgeführt.

28. Versuch (Fig. 12, Tab. 28); 12. Dezember 1931; Licht 30000 Lux; Temp. 19,2—20,1°; S.D. 7,1—8,3.

Die drei Individuen dieses Versuchs stammten aus Stolonen derselben Mutterpflanze; Pflanze *I* und *II* kamen im Potometer, Pflanze *III* wie in den früheren Versuchen in einem mit Erde gefüllten Pulverfläschchen zur Untersuchung. Dieses in Erde wurzelnde Vergleichsexemplar zeigt den bekannten Verlauf: steiler Anstieg zu einem Maximum, langsames Absinken unter Auf- und Abschwanken.

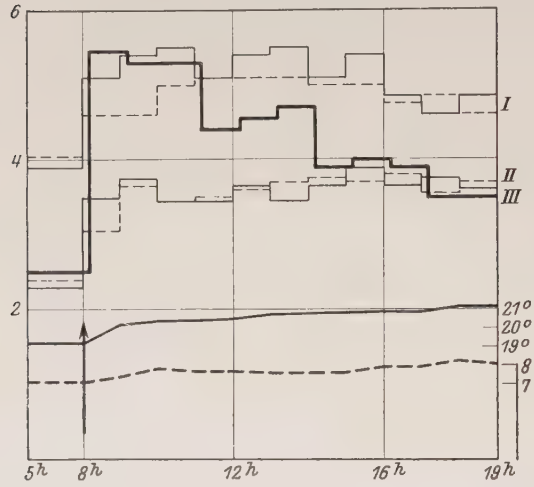

Fig. 12.
28. Versuch. 12. Dez. 1931.
Hieracium Pilosella.
Transpiration (ausgezogen) und Absorption (gestrichelt) zweier in Nährlösung kultivierter Exemplare (*I* und *II*) verglichen mit der Transpiration eines in Erde gezogenen Exemplars *(III)*. Beleuchtungsintensität: 30000 Lux.

Auch bei den Pflanzen im Potometer beobachten wir den steilen Anstieg; auf das Maximum folgt aber kein Abfall, sondern ein ungefähr konstantes Verharren auf der erreichten Höhe. Dasselbe Verhalten hatten auch die Pflanzen der beiden Vorversuche (Tab. 26 u. 27) gezeigt. Der Transpirationsverlauf dieser in flüssigem Substrat gezogenen Pflanzen nähert sich somit weitgehend dem Verhalten der von mir untersuchten Sumpfpflanzen.

2. *Veronica Beccabunga.*

Im folgenden machte ich nun auch den reziproken Versuch, indem ich drei Individuen der Sumpfpflanze *Veronica Beccabunga*

in dem für *Hieracium* normalen Wurzelsubstrat, nämlich in relativ trockener Erde, auf die Transpiration untersuchte.

29. Versuch (Fig. 13, Tab. 29); 28. Dezember 1931; Licht 30000 Lux; Temp. 19,5—21,5°; S.D. 9,3—10,6.

Die fünf zum Versuch verwendeten Individuen stammten vom gleichen Stocke. Pflanze *I*, *II* und *III* wurzelten in relativ trockenem Boden, *IV* und *V* wurden dagegen mit Wasser reichlich versehen. Sogleich nach Beendigung des Versuchs ergab die Bestimmung des Bodenwassergehalts bei den „Trockenexemplaren" 20,7 %, 20,6 % und 17,8 %, bei den Kontrollexemplaren dagegen 31,7 % und 41,5 %. Diese letzteren zeigten denn auch den in den früheren

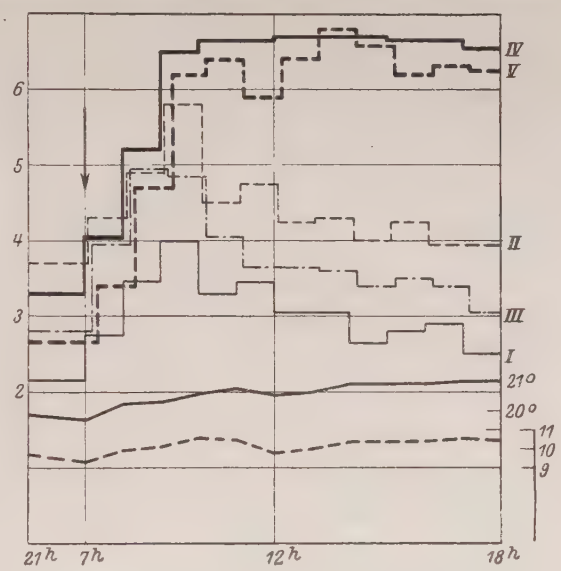

Fig. 13.

29. Versuch. 28. Dez. 1931. Transpiration von *Veronica Beccabunga*. Beleuchtungsintensität: 30000 Lux. Pflanze *I*, *II* und *III* in relativ trockener Erde (Wassergehalt nach dem Versuch 20,7 %, 20,6 % und 17,8 %); Pflanze *IV* und *V* in feuchter Erde (Wassergehalt 31,7 % und 41,5 %).

Versuchen (S. 773—775) beschriebenen Verlauf mit mehrstündigem Anstieg auf die zwei- bis dreifache Intensität der Transpiration und mit nachheriger annähernder Konstanz. Die Transpiration der drei Exemplare in trockener Erde stieg während der ersten 3 Stunden ebenfalls bis zu einem Maximum an, das freilich unter dem doppelten Wert der Transpiration während der Dunkelperiode liegt. In der nächsten Stunde folgte alsdann aber ein plötzlicher, sich später verlangsamender Abfall der Transpiration. Diese drei relativ trocken gehaltenen Individuen verhielten sich somit wesentlich anders als die Vergleichsexemplare in feuchter Erde. Während des ganzen Versuches welkten übrigens die „Trockenindividuen" nicht; nur

beim Berühren der Blätter zeigte sich, daß sie weniger turgeszent waren als die Blätter der feucht gehaltenen Vergleichsexemplare.

Es gelang somit in diesen Versuchen, den Verlauf der Transpiration durch die Änderung des Substrats so zu beeinflussen, daß die Sumpfpflanze *Veronica Beccabunga* dem Transpirationstypus der Bodenpflanze *Hieracium Pilosella* sich weitgehend annäherte, und umgekehrt *Hieracium* sich fast gleich verhielt wie *Veronica Beccabunga*.

Abschnitt IV.

Spaltöffnungsversuche.

In einer Reihe von Versuchen, die parallel zu den bisher beschriebenen ausgeführt wurden, beobachtete ich die für die Analyse aller Transpirationserscheinungen so wichtige Bewegung der Spaltöffnungen. Dabei wandte ich die Infiltrationsmethode an, beschränkte mich jedoch aus der von Dietrich (1926, S. 177) verwendeten Reihe auf 6 von 10 Flüssigkeiten mit verschiedener Infiltrationsfähigkeit, nämlich Petroläther, Xylol, Terpentin, Petroleum, Terpentin + Rizinusöl (im Verhältnis 3 : 1), Alkohol.

Bei *Hieracium* ist die Methode infolge des dicken Haarkleides auf der Unterseite allerdings nicht anwendbar. Auch auf der Oberseite, die mit vereinzelten langen Haaren (*Pilosella*!) besetzt ist und ebenfalls Spalten aufweist, konnte ich eine Infiltration nie deutlich beobachten. Bei *Veronica Beccabunga* und *Myosotis palustris* dagegen führt die Methode gut und rasch zum Ziele. Bei beiden setzte ich den Infiltrationstropfen jeweils auf die Unterseite auf. Ich verwendete zu diesen Versuchen nur gut entwickelte, turgeszente Blätter; aber auch diese eignen sich nicht durchweg zu Spaltöffnungsversuchen. Jüngere, dem Vegetationspunkt noch nahe Blätter zeigen nämlich, selbst wenn sie die Größe der anderen Blätter schon nahezu erreicht haben, auch bei Belichtung fast immer geschlossene Stomata. Das dürfte mit ein Grund dafür sein, weshalb in Versuch 23 (Fig. 10) die relativen Transpirationswerte des jüngeren Individuums II so weit hinter denen der beiden anderen zurückblieben. Ferner darf man nicht etwa die eine Hälfte eines Blattes zu einer Infiltration und die andere Hälfte zu einer späteren verwenden; denn am verletzten Blatt schließen sich die Spalten. Natürlich habe ich die Infiltration auch nie an Individuen vorgenommen, die für Absorptions- und Transpirationsversuche

bestimmt waren. Im folgenden beschreibe ich nun die bei *Veronica Beccabunga* gewonnenen Resultate, da sich *Myosotis palustris* ähnlich verhielt.

Am Schluß der Dunkelperiode, vor irgendwelcher Belichtung, nahm ich jeweils die erste Infiltration vor. Petroläther drang in die Blattinterzellularen stets momentan ein, bisweilen sogar auch Xylol. Die Spalten waren also in der Dunkelheit nicht vollständig geschlossen. Nach 5 Minuten Belichtung (30000 Lux) zeigten die Pflanzen sofortige Infiltration mit Terpentin und Petroleum. Nach 20 Minuten drang auch Terpentin + Rizinusöl mit mittlerer Geschwindigkeit ein. Von da an blieb sich der Infiltrationsgrad den ganzen Tag hindurch ungefähr gleich. Ausnahmsweise infiltrierte Terpentin + Rizinusöl auch momentan, und Alkohol wenigstens mäßig rasch. Genaueres läßt sich jedoch über diese kleinen Änderungen im Verlaufe des Tages nicht aussagen.

Auf Grund dieser Beobachtungen glaube ich folgenden Gang der Öffnungsbewegung annehmen zu dürfen: Die Spalten von *Veronica Beccabunga* und *Myosotis palustris* sind im Dunkeln nicht vollständig geschlossen. Bei Belichtung von 30000 Lux tritt eine Öffnungsbewegung ein, die mindestens nach einer halben Stunde vollendet ist. Nachher bleibt der Öffnungsgrad ungefähr derselbe. Eventuelle kleine Schwankungen desselben, die wahrscheinlich eintreten, fallen bei Anwendung dieser Methode nicht in meßbaren Bereich.

In gleicher Weise habe ich die Spaltenbewegung bei Blättern verfolgt, die an abgeschnittenen Sprossen standen. Wie bei den Blättern intakter Pflanzen öffneten sich die Spalten rasch; nach 4—5 Stunden drang aber Terpentin + Rizinusöl nicht mehr ein; es begann demnach eine Schließbewegung. Nach 8 Stunden infiltrierte nicht einmal mehr Petroläther. Der Spaltenverschluß war also vollkommener als bei Dunkelheit, so daß die Interzellularen trotz der weiter dauernden Belichtung von der Außenwelt abgeschlossen waren. Diese Spaltenbewegung stimmt mit der an abgeschnittenen Sprossen beobachteten Transpiration genau überein; hat doch Versuch 29 (Fig. 13) ergeben, daß die Transpirationswerte der abgeschnittenen Sprosse sogar unter diejenigen der Dunkelperiode absanken. Diese Feststellungen über die Spaltenbewegung bei *Veronica Beccabunga* scheinen mir deshalb wichtig zu sein, weil diese Spezies die Fähigkeit totalen Spaltenverschlusses offenbar nicht verloren hat, obwohl diese Fähigkeit im Dunkeln nicht zum Ausdruck kommt.

B. Theoretischer Teil.

Im ersten Teil habe ich die experimentell festgestellten Tatsachen rein beschreibend mitgeteilt und mich jeder Erklärung und Deutung enthalten. Ich darf daher diesen Ergebnissen innerhalb enger Grenzen eine objektive Sicherheit beimessen. Nunmehr möchte ich versuchen, diese Ergebnisse in den allgemeinen Rahmen des bisher Bekannten, und zwar sowohl der gesicherten Tatsachen, wie auch der Hypothesen zu stellen. Daß dieser theoretische Teil nicht dieselbe Sicherheit beanspruchen kann, ist eine Selbstverständlichkeit, deren ich mir durchaus bewußt bin.

Abschnitt I.

Gegenwärtiger Stand der Ansichten über die Transpirationsregelung durch die Pflanze.

Von den verschiedenen Faktoren, welche die Transpiration unmittelbar bestimmen, sind in der Literatur hauptsächlich drei eingehend besprochen worden: Spaltöffnungsbewegung, incipient drying und Änderung der Wasserpermeabilität des Protoplasmas; diesen Faktoren fügt Maximov einen weiteren hinzu: die Wurzelregulation.

1. Änderung der Permeabilität des Protoplasmas für das Wasser.

Über die im Licht erfolgende Änderung der Wasserpermeabilität des Plasmas liegen noch keine sicheren Tatsachen vor. Man weiß, daß die Permeabilität des Plasmas für gelöste Stoffe durch das Licht erhöht, durch die Dunkelheit vermindert werden kann (Lepeschkin, 1909; Tröndle, 1910). Andererseits stellten Huber & Höfler (1930, S. 351) durch Plasmolyse- und Deplasmolyseversuche fest, daß das Plasma auch dem Durchtritt des Wassers einen nicht zu unterschätzenden Widerstand entgegensetzt; nach diesen Autoren können die Unterschiede in der Wasserpermeabilität bei verschiedenen Pflanzen mindestens zwei Zehnerpotenzen (S. 469) betragen. Auch für ein und dieselbe Pflanze sind Unterschiede in der Wasserpermeabilität nachgewiesen worden. Diese Tatsachen machen einen Einfluß des Lichtes auf die Wasserpermeabilität immerhin wahrscheinlich. Zu diesem Schlusse kommen auch

Iwanoff & Thielmann (1923). Sie untersuchten die Transpiration von *Cyperus alternifolius*, *Libertia formosa* und *Bromus inermis* in aufeinander folgenden Perioden von Dunkelheit und Belichtung mit langwelligen und kurzwelligen Strahlen. Ihre Versuche sind wertvoller als die anderer Autoren, da wenigstens ein Teil der Versuchspflanzen bewurzelt war, da ferner Vergleiche zwischen toten und lebenden Blättern vorgenommen wurden, und endlich da die von ihnen durchgeführte Messung der Energie des verwendeten rotgelben und blauvioletten Lichtes mittels der Thermosäule einen quantitativen Vergleich zuläßt. Im blauvioletten Licht steigt die Transpiration an; im rotgelben Licht nahezu gleicher, eher etwas stärkerer Energie fällt sie. Nun können aber die Verfasser Arbeiten anderer Autoren zitieren, nach denen das rote Licht die Öffnung der Spalten stärker fördert als das blaue; deshalb sprechen Iwanoff & Thielmann die Vermutung aus, daß die Erklärung ihrer eigenen Beobachtungen in einer Erhöhung der Wasserdurchlässigkeit zu suchen sei. Lassen sich somit einige Argumente für die Richtigkeit dieser Ansicht ins Feld führen, so erhebt sich die Frage, ob diese Steigerung der Transpiration durch erhöhte Wasserpermeabilität so groß ist, daß sie festgestellt und gemessen werden kann. Jedenfalls sind noch andere Faktoren vorhanden, welche die Intensität der Transpiration in bedeutend stärkerem Maße bestimmen und welche die Pflanzen zu einer gleichsinnigen Reaktion auf Licht und Dunkelheit veranlassen, wie sie die Permeabilitätsänderung hervorrufen soll. Erst wenn es einmal gelingt, ohne Schädigung der Pflanze die kutikuläre und stomatäre Transpiration nicht nur theoretisch, sondern auch experimentell getrennt zu erfassen, erst dann werden die Folgen einer Permeabilitätsänderung einer einwandfreien quantitativen Analyse zugängig sein[1]). Wie unbrauchbar in dieser Hinsicht die bisherige Technik des Bestreichens mit Vaseline ist, ergibt sich aus einer Arbeit von Mittmeyer (1931, S. 387). In ihrem Versuch 16 hat sie an einem Blatt von *Melissa officinalis* die Gesamttranspiration gemessen, an einem anderen, das unterseits bestrichen war, die kutikuläre Transpiration; beide Werte rechnete sie auf die Oberfläche um. Aus den so gewonnenen Zahlen läßt sich der Quotient $\frac{\text{Kutikuläre Transpiration}}{\text{Gesamttranspiration}}$ berechnen. In den sieben Versuchs-

1) Seybold (1931) hat eine Apparatur in Aussicht gestellt, die erlaubt, die Transpiration der Blattunter- und -oberseite getrennt zu ermitteln. Zugleich soll die Porenweite gemessen werden können. Damit würde sich der gesuchte Weg eröffnen.

intervallen beträgt er: 0,9; 1,1; 1,45; 2,4; 1,7; 1,3; 0,9. Das hieße also, daß mit Ausnahme des ersten und letzten Wertes die kutikuläre Transpiration größer ist als die Gesamttranspiration, einmal sogar 2,4mal so groß. Daraus läßt sich meines Erachtens nur der eine Schluß ziehen, daß diese Versuchsanordnung unbrauchbar ist. Auch wenn sich für andere Pflanzen (*Rhododendron ponticum*, *Hedera helix*) mögliche Werte ergeben, so läßt sich über deren Zuverlässigkeit nichts aussagen.

2. Die Wurzelregulation.

Die Theorie der Wurzelregulation wurde von Maximov (1917) in der russisch geschriebenen Arbeit: „Beiträge zur Frage des täglichen Transpirationsverlaufes und der Transpirationsregelung" veröffentlicht. Mir war sie nur in Yapps englischer Übersetzung von Maximovs Buch: „The plant in relation to water" (1929, S. 211) zugänglich, worin ein Passus aus jener Arbeit wörtlich zitiert wird. Ich gebe ihn hier in Übersetzung wieder; soweit er die Theorie der Wurzelregulation erklärt: „Je trockener der Boden, desto schwerer gibt er seine Feuchtigkeit an das Wurzelsystem der Pflanze ab, und desto größer ist der Widerstand, den der hauptsächlich durch die Transpiration nach oben gesogene Wasserstrom in seinem unteren Teil zu überwinden hat. Infolge der Kohäsion zwischen den Partikelchen der Wasserfäden, die sich vom obern bis zum untern Ende der Pflanze erstrecken, verursacht die Verzögerung der Wasserströmung im untern Teil eine entsprechende Verzögerung der Strömung an der Spitze. In den Membranen der transpirierenden Zellen ziehen sich die Wassermenisci in den Poren (gemeint sind offenbar die Interstitien der Micellen, der Übers.) zurück, der Wasserdampfdruck an der Oberfläche der Zellen verringert sich, und die Transpiration nimmt ab." Ein Urteil über den Wert der Hypothese kann man sich jedenfalls erst bilden, wenn die in Aussicht gestellte Arbeit (Maximov, 1929, S. 212) erschienen ist.

3. Das "incipient drying".

Als weiteren Faktor der Transpirationsregelung habe ich das incipient drying erwähnt. Deutsch könnte man für diesen Ausdruck „beginnendes Welken" oder vielleicht noch besser „beginnende Entquellung" sagen. — Livingston & Brown (1912) haben das

Verdienst, zuerst mit Nachdruck auf diesen Faktor hingewiesen zu haben. Solange die Wasserversorgung das transpirierte Wasser ersetzen kann, bleiben die Membranen, die an die Interzellularen grenzen, mit Wasser imbibiert, und infolgedessen bleibt die Interzellularluft mit Wasserdampf gesättigt. Übersteigt aber die Transpiration den Wassernachschub, so beginnen die Zellwände leicht zu trocknen. Damit sinkt aber der Wasserdampfdruck in den Interzellularen unter den Sättigungsdruck; das Gefälle: Dampfdruck der Interzellularenluft → Dampfdruck der Außenluft wird kleiner, und es tritt weniger Wasserdampf aus den Interzellularen aus. Das gleiche findet in der Kutikula und in den Membranen der Epidermiszellen statt. Vom Plasma bis zur äußersten kutikulären Schicht besteht dann ein Gefälle der Dampfspannung, das je nach dem Austrocknungsgrad der ganzen Außenwand (Membran plus Kutikula) verschieden groß ist. Soweit ist diese Deduktion zweifellos einwandfrei, so daß an einer Herabsetzung der Transpiration durch das incipient drying kaum zu zweifeln ist.

Dagegen bleibt die quantitative Seite des incipient drying vorläufig noch recht problematisch. Während vor allem Renner (1915, S. 643 ff.), dann auch Huber (1923, S. 480 ff.) durch theoretische Erwägungen dazu geführt wurden, den Einfluß des incipient drying als sehr gering einzuschätzen, scheinen ihm hauptsächlich amerikanische Autoren immer noch einen erheblichen Einfluß zuzuerkennen. Auch sonst wird die beginnende Entquellung besonders dann, wenn die Erklärung durch Spaltenbewegung versagt, öfter zur Erklärung herangezogen, und zwar in einem Maße, das ihm nach Renners Ansicht nicht zukommt (vgl. Kerl, 1930, S. 455; Kamp, 1930, S. 452; Mittmeyer, 1931, S. 380). Auch ich werde das incipient drying bei der Deutung meiner Versuche zu Hilfe nehmen.

4. Einfluß der Spaltöffnungen.

Die Wichtigkeit der Spaltenbewegungen für die Regulation der Transpiration haben gegenüber den Angriffen von Lloyd, Livingston und Knight besonders Renner und Huber verfochten; obgleich auch heute noch nicht alle Autoren deren Auffassung teilen (Maximov z. B. wendet sich gegen die Vorstellung einer Spaltenregulation), so dürfte doch die Mehrzahl der Pflanzenphysiologen den Spaltöffnungen bei der Transpirationsregelung den größten Einfluß zuschreiben. Dank den Untersuchungen von

Linsbauer und Stålfelt (1927, 1929) sind wir über die Reaktionsweise der Spalten ziemlich gut orientiert. Stålfelt ist sogar in der Lage, die Ergebnisse in ein Schema zusammenzufassen (1929, S. 327), das die Zusammenhänge zwischen Spaltenbewegung und Licht einerseits sowie Spaltenbewegung und Wassergehalt der Blätter andererseits in übersichtlicher Weise darstellt. Da ich später wieder auf dieses Schema zurückgreifen muß, gehe ich kurz auf seinen Inhalt ein. Stålfelt stellte für den Spaltöffnungsapparat drei Reaktionssysteme auf: das passive, das photoaktive und das hydroaktive. Eine Spalte reagiert passiv, wenn sie dem Druck oder Zug der angrenzenden Epidermiszellen folgend sich öffnet oder schließt. Sie reagiert photoaktiv, wenn sie sich bei Belichtung öffnet, bei Verdunkelung schließt. Hydroaktiv reagiert schließlich eine Spalte, wenn eine Änderung des Wassergehalts den Turgor der Schließzellen ändert, und demzufolge die Spalte sich öffnet oder schließt. Diese drei Reaktionssysteme wirken aber nicht gleichzeitig mit gleicher Intensität; welches von ihnen am stärksten wirkt, hängt vom Wassergehalt des Blattes ab. Bei supraoptimalem Wassergehalt dominiert das passive, bei optimalem das photoaktive und bei suboptimalem das hydroaktive Reaktionssystem.

Durch die Stomata kann selbstverständlich nur die stomatäre Transpiration geregelt werden, während die anderen Faktoren die Gesamttranspiration umfassen. Da aber die Spalten durch ihre Schließung den stomatären Anteil der Transpiration von 100 auf 0 % herunterdrücken können, kommt ihnen bei der Gesamttranspiration unter allen Umständen eine große Bedeutung zu.

Abschnitt II.

Deutung meiner Versuche.

Wir stehen nun vor der konkreten Frage: Auf welche dieser vier Faktoren der Transpirationsregelung lassen sich die Ergebnisse meiner Versuche zurückführen?

1. Transpirationsverlauf bei *Veronica Beccabunga*.

a) Spaltenregulation.

Es ist von vornherein zuzugeben, daß ein Teil der Transpirationssteigerung, die mit dem Moment der Belichtung einsetzt, durch die Temperaturerhöhung von Luft und Pflanze sowie die entsprechende

Erhöhung des S.D. bedingt sein kann. Im Gegensatz zu den in Lüdins (1929, S. 187 Tab. 1) Versuchen verwirklichten Bedingungen, bei denen infolge unvollständiger Kühlung trotz der geringeren Lichtstärke seiner Lampe (1000 Watt statt 1500) und der größeren Distanz der Pflanze von der Lampe (45 statt 30 cm) innerhalb 5 Stunden ein Anstieg des S.D. von 4,3 auf 16,9 eintrat, betrug dieser Anstieg in meinen Versuchen im Laufe eines ganzen Tages in der Regel nicht mehr als 2. Diese kleine Änderung des S.D. konnte jedenfalls nicht den Hauptteil der Transpirationssteigerung bewirken und auch die kutikuläre Transpiration kaum wesentlich erhöhen.

Dagegen läßt sich mit Hilfe des Stålfeltschen Schemas die Steigerung beim Einsetzen der Belichtung sehr gut erklären. Während der vorausgehenden Dunkelperiode befanden sich meine Pflanzen unter optimalen Wasserverhältnissen. Jedenfalls hatten sie, ob in Erde oder Nährlösung gewurzelt, genügend Wasser zur Verfügung. So konnte das photoaktive Reaktionssystem zu voller Wirkung kommen: bei Belichtung mußte demzufolge Öffnung der Spalten eintreten; die Spaltenöffnung ihrerseits mußte Erhöhung der stomatären Transpiration zur Folge haben.

Soweit stimmt diese Theorie mit den Ergebnissen meiner Experimente überein. Denn tatsächlich konnte ich mit Beginn der Belichtung sowohl die Öffnungsbewegung der Spalten als auch die Erhöhung der Transpiration feststellen. Noch nicht erklären läßt sich aber die Tatsache, daß die Transpirationserhöhung sich in allen Versuchen über mehrere Stunden erstreckte, während die Spalten schon am Ende der 1. Stunde vollständig geöffnet waren. Mag nachher noch eine Zunahme der Spaltenweite eingetreten sein, so ist sie jedenfalls im Vergleich zu derjenigen der ersten halben Stunde gering, während die Erhöhung der Transpiration in den folgenden Stunden durchweg größer war als in der 1. Stunde und natürlich noch viel größer als in der ersten halben Stunde.

Die Potometerversuche geben einen Hinweis, in welcher Richtung die Lösung zu suchen ist. Sie zeigen nämlich außer der Verzögerung des Anstiegs der Transpiration als weitere Eigentümlichkeit ein Nachhinken der Absorption hinter der Transpiration während deren Anstieg. Offenbar steht dieses Nachhinken der Absorption mit der mehrstündigen Verzögerung des Transpirationsanstiegs in Beziehung. Direkte Ursache der Verzögerung des Anstiegs könnte das Nachhinken aber nur dann sein, wenn es zu einem erheblichen Wasser-

mangel in den transpirierenden Organen führte, der sich durch Turgeszenzverlust und Welken anzeigen müßte. Ein solches Welken tritt aber normalerweise nicht ein. Daher ist es nicht direkte, unmittelbare, sondern indirekte Ursache, die irgendeinen Vorgang in der Pflanze hervorruft, der seinerseits als hemmender Einfluß den Anstieg der Transpiration verzögert.

Welches ist nun aber dieser hemmende Einfluß? Huber & Höfler (1930, S. 504) verlangen, daß zur Erklärung der Transpirationsregelung die Änderung der Wasserpermeabilität des Plasmas erst dann herangezogen werde, wenn der Nachweis erbracht ist, daß die näherliegende Erklärung mit Hilfe der Veränderung des Spaltöffnungszustandes ausscheidet. Dieselbe Forderung muß auch für die Heranziehung des incipient drying oder irgendeines andern Faktors aufgestellt werden. Hier liegt nun offenbar ein solcher Fall vor; freilich nicht in der Form, wie er in der Literatur bisher meist behandelt wurde, wo es sich in der Regel darum handelte, einen Rückgang der Transpiration zu erklären. Hier steht vielmehr die Ursache eines verlangsamten Anstiegs der Transpiration zur Diskussion.

b) Incipient drying.

Ist vielleicht das incipient drying, die beginnende Entquellung, der Faktor, welcher die Verzögerung des Anstiegs bewirkt? Da der Wasserverlust in den ersten Stunden die Wasseraufnahme bedeutend übersteigt, ist ein Antrocknen der äußersten Partien des Systems, d. h. der Kutikula, der Epidermisaußenwand sowie der an Interzellularen grenzenden Membranen und vielleicht sogar der äußersten Plasmahautschicht nicht nur möglich, sondern muß sogar theoretisch erwartet werden. Diese Annahme wird durch eine gelegentliche Beobachtung gestützt. Bei einem Potometerversuch mit *Veronica* (Tab. 20 *III*) wurde zur Kontrolle ein etwas schwächliches bewurzeltes Individuum verwendet. Da es aber vorübergehend welkte, hat es diesen Zweck schlecht erfüllt. Dagegen ist es für die Beurteilung des Transpirationsvorgangs von großer Bedeutung, weil der spätere Rückgang des Welkens über den Verlauf der Wasserzufuhr innerhalb der Pflanze wichtigen Aufschluß gibt. Er muß daher eingehend besprochen werden. Schon in der ersten Belichtungsstunde war die Transpiration größer als die Absorption, ebenso in der 2. und 3. Stunde. In dieser trat das Welken ein, und in der darauffolgenden 4. Stunde, offenbar als Folge davon, ein Absinken der Transpiration

unter die Absorption (von 76 auf 63 mg absolut); in der 6. Stunde folgte ein weiterer Rückgang (auf 56 mg), auf den dann erst, abgesehen von einer kurzen Schwankung, Konstanz von Transpiration und Absorption eintrat. Nach dem zweimaligen Absinken der Transpiration in der 6.—7. Stunde, konnte die Pflanze wieder als turgeszent bezeichnet werden. Aus dieser Beobachtung geht deutlich hervor, daß die Absorption des Wassers, obwohl die Wurzeln in dieses eintauchten, nicht genügte, um den Verlust durch Transpiration rasch genug zu decken. In den Blättern mußte daher ein Wasserdefizit entstehen, das nicht nur incipient drying, sondern sichtbares Welken zur Folge hatte. Die Absorption hatte in der 5. Stunde ihr Maximum von 68 mg (absolut) erreicht und übertraf damit den während des Welkens herabgesetzten Transpirationswert. Erst nachdem dies erreicht war, konnte das Defizit überwunden und die Pflanze wieder turgeszent werden.

Obwohl kräftigere Individuen unter denselben Bedingungen nie sichtbar welkten, trat bei ihnen offenbar auch ein gewisser Wassermangel ein, der wenigstens ein beginnendes Welken, ein incipient drying, hervorrief, das aber durch die stärker ansteigende Absorption bald wieder wett gemacht wurde. Dieser vorübergehende Wassermangel mußte eine Erhöhung der Zellsaftkonzentration zur Folge haben, vor allem aber ein schwaches Antrocknen der äußersten Membranpartien, und dadurch eine Herabsetzung des Dampfdrucks. Daher kam offenbar der vorübergehend niedrigere Transpirationswert, als nach der Spaltenweite der Stomata zu erwarten war, und hiermit die Verzögerung des Transpirationsanstiegs.

Somit sprechen meine Beobachtungen dafür, daß die beschriebene Verzögerung des Anstiegs der Transpiration durch vorübergehenden Wassermangel, bezw. durch incipient drying hervorgerufen wird. Jedenfalls sind mir keine experimentell festgestellten Tatsachen bekannt, die gegen diese Auffassung sprechen.

c) Wurzelregulation.

Weiterhin bleibt als Erklärungsmöglichkeit die Wurzelregulation in Verbindung mit der Kohäsion des Wassers. Raschere Absorption des Wassers erfordert entweder größere osmotische Kräfte oder größere Permeabilität des Plasmas der Wurzelzellen für Wasser. Was zunächst die Erhöhung der osmotischen Kräfte in den absorbierenden Wurzelzellen betrifft, so beansprucht sie zweifellos eine

gewisse Zeit. Das durch die Potometerversuche festgestellte Nachhinken der Absorption hinter der Transpiration könnte also hierauf zurückgeführt werden. Ist die nachträgliche Erhöhung der Absorption tatsächlich durch Erhöhung der osmotischen Werte bedingt, so wäre der eine Teil der Maximovschen Theorie experimentell als richtig bewiesen. Noch nicht bewiesen wäre jedoch damit die Annahme, daß die Kohäsion der in den Gefäßen enthaltenen Wasserfäden so groß ist, daß sie imstande ist, das Wasser gewissermaßen zurückzuhalten und dadurch den angesichts der Weite der Spaltöffnungen zu erwartenden raschen Anstieg der Transpiration so zu hemmen, daß er erst nach mehreren Stunden das Maximum erreicht. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit erhält diese Annahme immerhin durch die Versuche von Iwanoff (1928, S. 308) und Kamp (1930, S. 433), die bei Blättern von über 30 Arten, die in Luft, also unter Störung der Wasserfäden der Gefäße, abgeschnitten waren, nach 3—5 Minuten einen vorübergehenden Anstieg der Transpiration erhielten. Dieser wäre auf die Ausschaltung der Hemmung durch die Wurzeln zurückzuführen. Doch scheint es mir einseitig zu sein, nur die aufnehmenden Zellen in Betracht zu ziehen. Befinden sich doch zwischen den absorbierenden und transpirierenden Zellen außer den toten Gefäßen noch viele lebende Zellen, die vom Wasser von unten nach oben durchströmt werden und die sich ebenfalls entsprechend umstellen müssen. Da auch sie hierzu eine gewisse Zeit brauchen, könnten auch sie zur Erniedrigung, bezw. zur Verzögerung der Erhöhung der Transpiration beitragen.

d) Permeabilitätsänderung des Protoplasmas.

Schließlich ist zu erwägen, ob eine Änderung der Plasmapermeabilität einen entscheidenden Einfluß auf die Steigerung der Transpiration ausübt. Eine Abhängigkeit des Filtrationswiderstands des Plasmas ist nach den früheren Ausführungen (S. 794f.) wahrscheinlich; zweifelhaft aber ist deren Größe. Da im vorliegenden Fall unter mehrstündiger starker Lichtwirkung ein Transpirationsverlauf vorliegt, der sich nicht auf Spaltenregulation allein zurückführen läßt, ist es nicht ausgeschlossen, daß in den transpirierenden Organen eine allmähliche Erhöhung der Plasmapermeabilität den sich über mehrere Stunden erstreckenden Anstieg der Transpiration mitverursacht. Über Vermutungen hinauszukommen, scheint mir aber auf diesem Gebiete, vorläufig wenigstens, nicht möglich zu sein.

Für die Größe der Transpiration kommen somit vier Faktoren in Betracht. Daß der Veränderung der Stomataweite die größte Bedeutung zukommt, zeigen meine Versuche mit aller Deutlichkeit. Welcher der drei übrigen Faktoren aber bei Konstanz der Stomataweite die Transpiration am meisten beeinflußt, habe ich vorhin diskutiert und dabei incipient drying, Wurzelregulation und Änderung der Plasmapermeabilität in Frage gezogen. Auf Grund unserer gegenwärtigen Kenntnisse ist es wahrscheinlich, daß alle drei in gewissem Grade wirksam sind. Immerhin kann festgestellt werden, daß nur für das incipient drying und die Wurzelregulation experimentelle Nachweise vorliegen, während die Annahme einer Veränderung der Plasmapermeabilität nur auf theoretischen Überlegungen beruht. Für die Wirksamkeit der Wurzelregulation sprechen die Resultate von Iwanoff und von Kamp (vgl. S. 801f,). Das incipient drying konnte ich unter anderem beim vorübergehenden Welken eines Individuums von *Veronica Beccabunga* nachweisen (vgl. S. 800f.). Ich glaube deshalb für die vier Faktoren entsprechend ihrer Bedeutung für die Transpiration folgende Rangordnung aufstellen zu müssen: 1. Spaltöffnungsbewegung; 2. Incipient drying; 3. Wurzelregulation; 4. Änderung der Plasmapermeabilität.

2. Transpirationsverlauf bei *Hieracium Pilosella*.

Für die Erklärung des Transpirationsverlaufes bei *Hieracium Pilosella* liegen die Verhältnisse nicht so günstig wie bei *Veronica Beccabunga*. Denn da die im Potometer untersuchten Pflanzen anders reagierten als die in Erde wurzelnden, läßt sich über die Wasseraufnahme der Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen nichts Bestimmtes aussagen. Ich kann daher der Erklärung des Vorganges, die bereits Lüdin (1929, S. 201 III) gegeben hat, nicht viel Neues hinzufügen. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist der Rückgang der Transpiration von der 2. Stunde an auf eine Schließbewegung der Spalten zurückzuführen. Diese Schließbewegung ist nach dem Schema von Stålfelt leicht zu erklären. Die pflanzlichen Zellen befinden sich während der Dunkelperiode auf dem Gebiet optimalen, vielleicht sogar supraoptimalen Wassergehalts; denn der Boden ist in den Versuchen genügend feucht gehalten, und die Transpiration ist im Dunkeln gering. Setzt also bei Belichtung die photoaktive Öffnungsreaktion ein, so wird sie wahrscheinlich vom hydroaktiven System unterstützt. Daher die rasche Öffnung, der rasche Anstieg

der Transpiration, aber auch ein rascher Rückgang des Wassergehalts der Blätter. Denn soviel dürfte aus den Potometerversuchen mit *Hieracium* immerhin klar sein, daß auch bei dieser Pflanze die Absorption der Transpiration beim Anstieg nicht in gleichem Tempo zu folgen vermag. Verschiebt sich aber der Wassergehalt auf suboptimales Gebiet, so tritt der photoaktiven Öffnungsreaktion eine hydroaktive Schließreaktion entgegen, da dann das hydroaktive System dominiert. Die Schließung dauert aber länger an als die suboptimalen Bedingungen; auf diese Weise wird wieder optimaler Wassergehalt hergestellt, so daß später die photoaktive Öffnungsreaktion wieder überwiegen kann. So schwanken die Öffnungsweite der Spalten und infolgedessen die Transpiration einigemal auf und ab, bis sie sich schließlich einem relativ tief liegenden Endwert nähern.

3. Verhältnis zwischen dem Transpirationsverlauf von *Veronica Beccabunga* und *Hieracium Pilosella*.

In den Versuchen 28 (*Hieracium Pilosella*) und 29 (*Veronica Beccabunga*) ist es durch Veränderung der normalen Bedingungen in dem die Wurzeln umgebenden Medium gelungen, den Verlauf der Transpiration abzuändern, und zwar nicht in irgendeinem beliebigen Sinne, sondern so, daß der Transpirationsverlauf von *Hieracium Pilosella* das Charakteristische von *Veronica Beccabunga* zeigt und umgekehrt. Die Transpiration von *Hieracium*, dessen Wurzeln in Wasser tauchen, sank, nachdem sie das Maximum erklommen hatte, nicht wieder ab wie sonst, sondern hielt sich auf konstanter Höhe; die Transpiration von *Veronica Beccabunga*, die sich sonst auf konstanter Höhe hält, fiel dagegen ab. Soweit ist die „Umkehrung" eindeutig. Der Anstieg dagegen bleibt bei *Hieracium* steil und erstreckt sich bei *Veronica Beccabunga* wie stets über mehrere Stunden. Für die Art des Anstiegs werde ich (im Abschnitt über das Trägheitsgesetz, S. 809) das Leitungssystem verantwortlich machen. Wenn die dort vertretene Ansicht richtig ist, daß ein mehr oder weniger rascher Anstieg in erster Linie von den Hemmungsfaktoren im Leitungssystem abhängt, muß dieser Anstieg bei Veränderung der äußeren Bedingungen unverändert bleiben. Das ist in diesen Versuchen tatsächlich der Fall und braucht somit nicht weiter erörtert zu werden.

Den *Hieracium*-artigen Abfall der Transpiration von *Veronica Beccabunga* in trockenem Boden kann man sich folgendermaßen

vorstellen. Die Pflanzen reagieren auf die starke Belichtung zunächst normal. Die Transpiration wird gesteigert, bald darauf auch die Absorption. Damit entziehen aber die Wurzeln ihrer unmittelbaren Umgebung so viel Wasser, daß diese zunächst nichts mehr an die Wurzeln abgeben kann. Der Wassergehalt der Blätter nimmt darum rasch ab, infolgedessen wird die Dampftension herabgesetzt und demzufolge auch die Transpiration. Zu der relativ trocken gewordenen Umgebung der Wurzeln diffundiert aber aus entfernteren, noch feuchteren Partien des Bodens auf rein physikalischem Wege allmählich wieder Wasser. Dieses wird dann von den Wurzeln wieder absorbiert und in die Blätter geleitet. Dort erlaubt es eine Erhöhung des Dampfdruckes und eine Zunahme der Transpiration. Diese macht sich in einem zweiten Maximum geltend. Daß es in der Regel nicht so hoch liegt wie das erste, ist wohl verständlich, weil die Wurzeln das im Boden nachdiffundierende Wasser jedenfalls sofort aufnehmen, bevor es ihre Umgebung völlig durchfeuchten kann, bevor es also die Wurzeln in optimaler Menge umgibt. Ist dieses Wasser aufgenommen, so wird die Umgebung der Wurzeln wieder trocken, die Absorption nimmt wieder ab, ebenso der weitere Nachschub in die Blätter; daher erfolgt Rückgang der Transpiration. Dieser Vorgang muß sich stets wiederholen. Da aber die Diffusion im Boden das Wasser immer aus entfernteren Partien herbeischaffen muß, gelangen in gleichen Zeiträumen immer geringere Mengen zu den Wurzeln. Die von diesen absorbierten Wassermengen werden somit jeweils kleiner, und dementsprechend auch die Anstiege der Transpiration. In dieser Weise reagiert *Veronica Beccabunga* unter den für sie ungewöhnlichen Bedingungen. Solchen Bedingungen ist aber *Hieracium Pilosella* gewöhnlich ausgesetzt. Tatsächlich zeigt diese Pflanze auch stets diesen eigentümlichen Abfall der Transpiration trotz Konstanz von Temperatur und Sättigungsdefizit der Luft (*Hieracium* in meinen Versuchen) oder sogar, wenn diese Faktoren zunehmen (Versuche von Lüdin, 1929, S. 190) und dadurch geeignet wären, eine Steigerung wenigstens der kutikulären Transpiration hervorzurufen. Da aber die Gesamttranspiration stets abnimmt, kann sie durch diese auf die oberirdischen Organe wirkenden Faktoren nicht in erster Linie bedingt sein. Man muß darum den durch ihre starken Schwankungen charakterisierten Abfall der Transpiration auf die geschilderte periodische Trocknung des Bodens in der allernächsten Umgebung der Wurzeln infolge deren Wasserabsorption und auf das nur allmähliche Nachdiffun-

dieren des Wassers aus entlegeneren Bodenpartien zu den Wurzeln hin zurückführen.

Wie die Versuche 26, 27, 28 mit *Hieracium* ergeben haben, steigt seine Transpiration ebenso rasch, wenn die Wurzeln dieser Bodenpflanze in Wasser, resp. in Nährlösung tauchen. Dieser Anstieg wird somit durch die Veränderung der Absorptionsverhältnisse nicht beeinflußt. Da jedoch nach Erreichung des Maximums im Gegensatz zum Verhalten im feuchten Boden kein Abfall der Transpiration erfolgt, diese Bodenpflanze sich also wie sonst die Sumpfpflanze *Veronica Beccabunga* verhält, wird der Verlauf der Transpiration nach Erreichung des Maximums offenbar durch das Eintauchen der Wurzeln in Flüssigkeit, somit durch die Verhältnisse bedingt, unter denen sich die Absorption des Wassers durch die Wurzeln abspielt.

Obwohl also der Ablauf der Transpiration nach Erreichung des Maximums bei der Sumpfpflanze *Veronica Beccabunga* von demjenigen der Bodenpflanze *Hieracium* unter den an ihren Standorten realisierten Bedingungen sich deutlich unterscheidet, ist dieser Verlauf, resp. diese Reaktionskette in der Organisation der Pflanze nicht so fest fixiert, daß sich diese Reaktionskette auch dann auf die gewöhnliche Art abwickelt, wenn die Zufuhr des Wassers in wesentlich anderer Weise erfolgt als unter natürlichen Bedingungen.

Während also der Verlauf der Transpiration zu Beginn der Belichtung bis zur Erreichung des Maximums auf inneren Ursachen, d. h. der Organisation der untersuchten Pflanzen, beruht, hängt ihr Verlauf nach Erreichung des Maximums von der Art der Wasserzufuhr, d. h. von äußeren Faktoren, ab. Die beiden Transpirationstypen sind also in ihrer zweiten Phase nicht absolut voneinander verschieden, sondern lassen sich ineinander überführen.

Abschnitt III.

Spezielle theoretische Fragen.

1. Der allmähliche Anstieg der Transpiration und das Gesetz der Trägheit.

Wir können den ganzen Fragenkomplex, der sich bei der Diskussion des allmählichen Anstiegs der Transpiration bei *Veronica Beccabunga* ergab (S. 799ff.), noch von einer anderen, mehr theoretischen Seite betrachten. Ein beliebiger Körper, der sich in irgend-

einem Bewegungszustand befindet, unterliegt dem Gesetz der Trägheit. Er kann nicht momentan, sondern erst nach endlicher Zeit, durch Einwirkung einer Kraft, auf einen anderen Bewegungszustand, bezw. eine bestimmte Bewegungsgeschwindigkeit gebracht werden. Ebenso ändert sich die Stromstärke eines elektrischen Stromes bei Anlegung einer höheren Spannung nicht augenblicklich, sondern durch stetiges Anwachsen zum Endwert, auf dem er dann verbleibt. Auch hier reden wir von Trägheit. Ein analoger Fall liegt auch in der Pflanze bei der Wasserbewegung vor, die aus Aufnahme, Leitung und Abgabe besteht. Um das Gesetz der Trägheit für die Wasserbewegung in der Pflanze formulieren zu können, muß ich zunächst die Begriffe Stromstärke, Widerstand und Hemmungsfaktor definieren.

Die S. 800ff. besprochenen Erklärungsmöglichkeiten für die Verzögerung des Transpirationsanstieges weisen das Gemeinsame auf, daß die Wasserbewegung irgendwo in der Pflanze einen Widerstand zu überwinden hat, der verzögernd auf sie wirkt. Dieser setzt sich zusammen aus sämtlichen Einzelwiderständen, die das Wasser im ganzen Leitungssystem zu überwinden hat, angefangen von der ersten Wurzelhaarzelle durch alle Gewebe und Leitungsbahnen bis zum Austritt in die umgebende Luft; alle diese Widerstände zusammen bezeichne ich kurz als Widerstand. Als Strömungsgeschwindigkeit oder Stromstärke definiere ich die Menge Wasser, die in der Zeiteinheit einen vollständigen Querschnitt des Leitungssystems passiert. Die Stromstärke ist also quantitativ annähernd gleich der Transpiration (abgesehen von der Guttation).

Huber (1923, S. 465) wendet auf sie das Ohmsche Gesetz $i = c\frac{v}{w}$ an (i = Stromstärke = Transpiration; w = Widerstand; v = Spannung = Saugkraft der transpirierenden Zellen minus osmotische Kraft der Flüssigkeit, aus der die Wurzeln Wasser aufnehmen; c = Konstante). Diese Formalsprache läßt sich nun konsequent weiterführen und auf das Gesetz der Trägheit anwenden, dessen Wirkung beim Anstieg der Transpiration zur Geltung kommt. Ist es bei einem bewegten Körper die Masse, bei einem elektrischen Strom die Selbstinduktion, die das allmähliche Ansteigen der Geschwindigkeit bezw. der Stromstärke verursachen, so sind es in der Pflanze Faktoren, für die ich die neutrale Bezeichnung Hemmungsfaktoren verwenden will. Die Hemmungsfaktoren sind aber nicht mit dem Widerstand des Leitungssystems zu verwechseln,

geradesowenig Masse eines Körpers mit Reibung bei der Bewegung, oder Selbstinduktion eines elektrischen Leiters mit dem Widerstand, gleichgesetzt werden können. Praktisch freilich ist es mir nicht möglich, in der Pflanze Widerstand und Hemmungsfaktoren scharf auseinander zu halten.

Beim allmählichen Anstieg der Stromstärke — nach Schließung des Stromkreises oder nach Anlegen einer höheren Spannung — ist die Stromstärke i eine Funktion der Zeit. Ich kann für die Transpiration der Pflanze die Formel aus der Physik übernehmen. (Die Herleitung ist in jedem Lehrbuch der Physik zu finden, z. B. in Grimsehl 4. Aufl., 2. Bd., S. 325f.)

$$i = i_0 e^{-\frac{w}{h}t} + \frac{v}{w}\left(1 - e^{-\frac{w}{h}t}\right).$$

i = Stromstärke, bezw. Transpiration als Funktion der Zeit.
i_0 = ursprüngliche Stromstärke, ursprüngliche Transpiration.
w = Widerstand (im elektrischen Leiter, oder im Leitungssystem der Pflanze).
h = Selbstinduktion = Hemmungsfaktoren.
t = Zeit.
v = Spannungsdifferenz.
e = Basis der natürlichen Logarithmen.

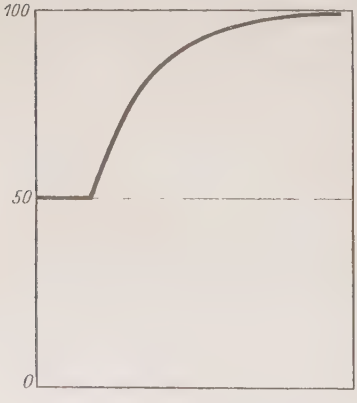

Fig. 14.
Kurve zur Formel S. 808.

Es wäre zwecklos, für den Widerstand und die Hemmungsfaktoren hier Einheiten einzuführen, da es kaum möglich sein dürfte, ohne erhebliche Vervollkommnung der Versuchstechnik sichere numerische Werte für diese Größen zu gewinnen. Dagegen soll ein graphisches Bild der Formel, das sich mit beliebig gewählten Zahlen ergibt, die Ähnlichkeit dieser Kurve (Fig. 14) mit den Transpirationskurven aus Fig. 3 zeigen, so daß die Übereinstimmung der Formel mit dem Vorgang der Transpiration anschaulich wird.

Ich neige zu der Auffassung, daß diese weitgehende Übereinstimmung der soeben dargelegten Wirkung des Trägheitsgesetzes

bei diesem physiologischen Vorgang mit den physikalischen Vorgängen nicht nur zufällig ist, sondern durch die in der Pflanze sich abspielenden Prozesse bedingt wird. Einen unanfechtbaren experimentellen Beweis vermag ich allerdings für die Richtigkeit meiner Auffassung nicht zu erbringen; auch glaube ich, daß selbst bei weiterer Vervollkommnung der Technik und Steigerung der Genauigkeit dies sehr schwer sein wird. Denn der ganze Vorgang von Wasseraufnahme, Wassertransport und Transpiration wird im komplizierten lebenden Pflanzenorganismus durch vielfach noch nicht faßbare sekundäre Vorgänge verwischt. Man müßte den Vorgang bei elementaren Teilen, am besten bei Einzelzellen fassen können, um eine saubere Übereinstimmung mit der mathematischen Formulierung zu erhalten. Trotzdem halte ich es für die theoretische Erfassung eines biologischen Vorganges für förderlich, ihn mit den Vorgängen in Parallele zu setzen, die sich in den viel einfacher gestalteten physikalischen Körpern abspielen.

Wenn auch das aus der vorhin angeführten Formel sich ergebende Bild (Fig. 14) nur mit den Transpirationskurven von *Veronica Beccabunga*, nicht aber mit denjenigen von *Hieracium* übereinstimmt, so gilt das Gesetz der Trägheit selbstverständlich doch auch für diese Pflanze. Um die entsprechende ansteigende Exponentialkurve zu erhalten, müßte man die Transpiration der 1. Stunde in viel kürzeren Intervallen messen. Der rasche Anstieg läßt auf sehr schwache Hemmungsfaktoren im Leitungssystem schließen; denn wenn in der Formel S. 808 t, d. h. die Zeit, für einen bestimmten Anstieg der Transpiration klein ist, muß auch h, d. h. die Gesamtheit der Hemmungsfaktoren, klein sein. Das kann bei einer Rosettenpflanze wie *Hieracium* mit kurzem Leitungssystem nicht überraschen. Auch ist es durchaus verständlich, daß für *Veronica Beccabunga* auf Grund dieser Ansicht entsprechend dem längeren Leitungssystem stärkere Hemmungsfaktoren angenommen werden müssen. Das gleiche würde übrigens auch für *Alyssum montanum* gelten, bei dem Lüdin (1929, S. 190) einen ganz ähnlichen Transpirationsanstieg erhielt wie bei *Veronica Beccabunga*, und das in der Tat ebenfalls ein längeres Leitungssystem besitzt. Infolge der geringen Kraft der Hemmungsfaktoren genügt bei *Hieracium* nach Beleuchtung mit hoher Lichtintensität die nicht stomatäre Regulation offenbar nicht zur Aufrechterhaltung der Wasserbilanz. Hiermit ist der S. 803 f. beschriebene Vorgang eingeleitet: suboptimaler Wasservorrat, Schließbewegung der Spalten usw. In

bedeutend höherem Grade als bei *Veronica Beccabunga* machen sich hier also die sekundären Vorgänge bemerkbar, die das Bild der primären verwischen. Zu den wirksamsten sekundären Vorgängen rechne ich den Spaltenschluß, der dem primären Prozeß, der sich bei geöffneten Spalten abspielt, einen wesentlich anderen Prozeß überlagert. Was wir messen, ist immer eine Resultante; die Einzelkomponenten bleiben unzugänglich. Gerade hier zeigt sich, daß für das Studium der Wirkungen des Trägheitsgesetzes *Veronica Beccabunga* ein besonders geeignetes Objekt darstellt.

2. Der Transpirationsquotient.

Vesque (1878, S. 212) verwendet zur Charakterisierung des Wasserhaushalts den Quotienten $\frac{\text{Transpiration}}{\text{Absorption}}$. Montfort (1922, S. 106) hat für dieses Verhältnis die Bezeichnung „Bilanzquotient" eingeführt. Diesen Terminus, der offenbar eine Abkürzung aus „Wasserbilanzquotient" vorstellt, möchte ich vermeiden, weil das Wort Bilanz auf eine Differenz hinweist, während ein Quotient eine Verhältnisbetrachtung mathematisch formuliert; ich möchte ihn vor seiner Einbürgerung ersetzen durch den Ausdruck „Transpirationsquotient". Diese Bezeichnung fügt sich in die schon bestehende Terminologie ein, da sie eine Parallele zum Assimilations- und zum Atmungsquotienten bildet.

Je nach der Größe des Transpirationsquotienten über, gleich oder unter 1 besteht Unterbilanz, Bilanzgleichgewicht oder Überbilanz. Offensichtlich wäre die Wahl des reziproken Wertes für die drei Quotienten, nämlich $\frac{\text{aufgenommene Menge}}{\text{abgegebene Menge}}$, glücklicher gewesen; dann entspräche einem Wert unter 1 Unterbilanz, einem Wert über 1 Überbilanz. Da aber eine Änderung in dieser Hinsicht nur Verwirrung stiften könnte, will ich mich an die überlieferte Form des Bruches halten.

Montfort erhielt in seinen Potometerversuchen mit *Zea Mays* und *Impatiens parviflora* meist Unterbilanz, z. B. als Durchschnittswert von vier *Impatiens*-Individuen den Bilanzquotienten 1,22. Er schreibt (S. 108): „Offenbar hängt der Quotient $\frac{T}{A}$ von der Natur der Versuchspflanze ab, denn ich bekam unter mittleren atmosphärischen Bedingungen, d. h. bei diffusem Licht, Zimmertemperatur ca. 15° C und relativer Luftfeuchtigkeit von ca. 60 % bei *Impatiens*

parviflora und *Zea Mays* meist $\frac{T}{A} > 1$. Doch ist es wahrscheinlich, daß auch hier die Abweichungen vom Werte 1 geringer sein werden, wenn, wie bei Eberdt, 24 Stunden beobachtet wird." Wie schon Huber (1925, S. 106) hervorgehoben hat, ist der erste Satz, wenn wörtlich genommen, zum mindesten irreführend. Huber sagt: „Wenn eine Pflanze einen Standort dauernd behauptet, muß für sie wenigstens im Lauf längerer Zeiträume Gleichgewicht zwischen Wasserabgabe und Wasseraufnahme herrschen. Sobald die Herstellung des Gleichgewichts einer Pflanze auf die Dauer nicht möglich ist, muß sie vom Standort verschwinden." Diesen zweifellos richtigen Satz möchte ich folgendermaßen erweitern. Wenn eine Pflanze sich an einem Standort soll halten können, muß sie imstande sein, auf längere Zeiträume Überbilanz zu erzwingen, wenigstens für die Zeit, die sie zum Wachstum braucht. Diese Feststellung ist so selbstverständlich, daß sie eines Beweises nicht bedarf; denn das Wasser, das einen beträchtlichen Anteil am Frischgewicht ausmacht, muß doch einmal aufgenommen worden sein, ohne daß es sogleich wieder abgegeben wurde. Die verschiedenen Lebensperioden kann man rein schematisch nach dem Transpirationsquotienten charakterisieren: Überbilanz (auf längere Dauer) während der Periode des Wachstums und starker CO_2-Assimilation; Gleichgewicht der Bilanz = Periode relativer Stabilität nach Abschluß des Hauptwachstums; Unterbilanz = Periode des inaktiven Lebens oder des Absterbens.

Daß die Mehraufnahme während der Wachstumsperiode in den Bereich des Meßbaren fällt, zeigen meine Versuche. Nachstehende Tabelle gibt eine Übersicht über die Transpirationsquotienten der

Transpirationsquotienten bei Dunkelheit (d) und Licht (l).

Veronica Beccabunga			I		II		III	
Nr.	Versuchstag	Lux	d	l	d	l	d	l
14	25. August 1931	30000	0,94	1,01	0,93	0,97	0,93	0,96
18	30. September 1931	30000	0,87	0,98	0,88	1,00	0,91	0,99
13	5. September 1931	4700	0,84	0,99	0,80	1,00	0,88	0,95
12	16. September 1931	2100	0,96	0,94	0,90	0,92	0,95	0,94
Myosotis palustris								
25	9. September 1931	30000	0,87	0,95	0,93	0,99	0,91	0,99
24	12. September 1931	4700	0,94	0,99	0,96	0,97	0,97	0,98
23	29. September 1931	2100	0,94	0,94	0,89	0,94	0,95	0,94

drei Parallelexemplare von *Veronica Beccabunga* und *Myosotis palustris* während der gesamten Dunkelperiode (d) und während der ganzen Zeit der Belichtung (l).

Wie ich schon S. 783 hervorgehoben habe, ist bei 20 von 21 Versuchsexemplaren von *Veronica Beccabunga* im Dunkelintervall die Wasseraufnahme größer als die Wasserabgabe. Ihr durchschnittlicher Transpirationsquotient beträgt $0{,}92_5$. Die Transpirationsquotienten der Belichtungsperioden wurden unter Weglassung der zwei ersten Stunden Belichtung berechnet, damit die Übergangserscheinungen ausgeschaltet werden. Der noch verbleibende Teil der Belichtungsperiode umfaßte also minimal 2 Stunden, meist aber mehr; am längsten dauerte sie bei den Versuchen mit schwacher Lichtintensität, maximal 11 Stunden, weil bei schwacher Transpiration der Inhalt der Potometer-Kapillare länger reichte als bei starker. Die durchschnittlichen Transpirationsquotienten der Belichtungsperioden betragen: $0{,}98_5$ (30000 Lux); 0,98 (4700 Lux); 0,94 (2100 Lux). Aus der Tabelle ergibt sich, daß sich die Resultate bei *Myosotis* in ähnlichen Grenzen halten. Die Überbilanz im Dunkeln und bei mittlerer Belichtung ist offensichtlich; auch bei stärkster Belichtung tritt in den meisten Fällen schwache Überbilanz ein, und nur in einzelnen Fällen ist die Bilanz im Gleichgewicht.

Um noch von einer anderen Seite prüfen zu können, ob die Überbilanz wirklich in dieser Größenordnung liegt, habe ich einen Ergänzungsversuch durchgeführt. Drei Sprosse von *Veronica Beccabunga* wurden abgeschnitten, gewogen und dann in Knopscher Nährlösung im Gewächshaus kultiviert. Nach 7 Tagen nahm ich sie wieder heraus, trocknete die untergetauchten Teile mit Filtrierpapier und wog dann die Pflanzen wieder; ihr Frischgewicht hatte in dieser Zeit um 27 %, 28 %, 29 % zugenommen, also durchschnittlich pro Stunde um 0,17 %. Diese Zahl ist als unterer Grenzwert zu betrachten, weil die Pflanzen zu Beginn des Versuches ohne Wurzeln bei ihrer Wasserversorgung relativ schlecht gestellt waren. In meinen Versuchen 12 und 13, also bei Beleuchtungsstärken von 2100 und 4700 Lux, ergibt sich pro Stunde eine Zunahme des Frischgewichts um 0,20 %, 0,30 %, 0,21 %, 0,24 %, 0,14 %, 0,34 %. Das sind Zahlen, die in derselben Größenordnung liegen wie die vorhin gefundene. Die Versuche mit der hohen Lichtintensität von 30000 Lux sind für diesen Vergleich wenig geeignet, weil beim steilen Transpirationsanstieg die Verzögerung der Wasseraufnahme im Verhältnis zur Versuchsdauer zu sehr ins Gewicht fällt und die

Durchschnittswerte daher zu klein werden. Die Übereinstimmung der auf so verschiedenem Wege gewonnenen Zahlen bildet einen guten Beweis für die Brauchbarkeit meines Potometers.

Diese eben gewonnenen Zahlen erlauben aber auch, den Fehler der Wägetechnik abzuschätzen, der durch Nichtberücksichtigung der infolge der CO_2-Assimilation eintretenden Gewichtszunahme entsteht. Da die aus den Potometerversuchen geschlossene Gewichtszunahme derjenigen entspricht, welche die Pflanze bei ihrem Wachstum insgesamt erfährt, ist anzunehmen, daß es sich nicht nur um eine Zunahme an Wasser als solchem handelt, sondern um die aus Wasseraufnahme, Assimilation und den übrigen Stoffwechselvorgängen resultierende Vermehrung des Frischgewichts. Der Gehalt an Trockensubstanz liegt bei *Veronica Beccabunga* in der Regel unter 15 %; davon ist nur etwa die Hälfte, also 7,5 % (Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie, 4. Aufl., 1. Teil, S. 169), Kohlenstoff, der aus der Luft stammt. Nehmen wir statt 7,5 % sogar 10 % vom Gewicht des Überschusses der Absorption über die Transpiration, so erhalten wir sicher einen oberen Grenzwert für die Gewichtszunahme infolge der Kohlenstoffaufnahme aus der Luft, bezw. einen oberen Grenzwert für den Betrag, um den die durch Wägung festgestellten Transpirationswerte zu klein sind. 10 % von 2—3 mg Durchschnittswert des Überschusses liegen aber innerhalb der Fehlergrenze meiner Versuchstechnik.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse.

I. Experimenteller Teil.

Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen bestand darin, den Transpirations- und Absorptionsverlauf intakter — nur ausnahmsweise unbewurzelter — Pflanzen festzustellen, die bei Konstanz der Temperatur und Feuchtigkeit der Luft nach einer vorausgehenden Dunkelperiode einer konstanten Lichtintensität ausgesetzt wurden.

A. Bei Messung der Transpiration allein ergaben sich folgende Resultate:

a) Der Verlauf der Transpiration ist unter den genannten Bedingungen für *Veronica Beccabunga* und *Hieracium Pilosella* grundsätzlich verschieden.

b) Bei plötzlich einsetzender und konstant bleibender Belichtung steigt die Transpiration von *Veronica Beccabunga* während mehrerer

(3—5) Stunden langsam bis zu einem Höchstbetrag an, auf dem sie sich dann längere Zeit (bis zu 13 Stunden festgestellt) konstant erhält.

c) Unter den gleichen Bedingungen schnellt die Transpiration von *Hieracium* in einer Stunde auf ein Maximum und fällt dann unter mehrmaligem Auf- und Abschwanken langsam ab.

B. Bei Messung von Transpiration und Absorption zugleich ergaben sich für *Veronica Beccabunga* und *Myosotis palustris* folgende Verhältnisse:

a) Die Wasseraufnahme ist vor allem im Dunkeln, aber auch bei Belichtung größer als die Transpiration.

b) Bei plötzlich einsetzender Belichtung steigt die Transpiration in der ersten Stunde viel rascher an als die Wasseraufnahme, so daß die Transpiration überwiegt. Im Verlauf der nächsten Stunden steigt die Absorption allmählich wieder über die Transpiration.

C. Bei Vertauschung des Wurzelsubstrats der Bodenpflanze *Hieracium Pilosella* mit dem der Sumpfpflanze *Veronica Beccabunga* konnten folgende Tatsachen festgestellt werden:

a) Wird *Veronica Beccabunga* in relativ trockenem Boden (20 % Wassergehalt), *Hieracium Pilosella* dagegen in flüssigem Substrat (Knopscher Nährlösung) kultiviert und untersucht, so bleibt der Anstieg der Transpirationskurven zum Maximum unverändert, d. h. er zieht sich bei *Veronica* über mehrere Stunden hin, bei *Hieracium* ist er steil und dauert nur eine Stunde.

b) Nach Erreichung des Maximums aber zeigt *Veronica Beccabunga* wie sonst *Hieracium* einen Abfall seiner Transpirationskurve und *Hieracium* wie sonst *Veronica Beccabunga* ein konstantes Verharren auf der erreichten Höhe. Die erste Phase, vor Erreichung des Maximums, bleibt somit durch Änderung des Substrats unbeeinflußt, während für die zweite Phase, nach Erreichung des Maximums, zwischen beiden Pflanzen eine „Umkehrung" eintritt.

II. Theoretischer Teil.

A. Die Transpirationssteigerung bei Belichtung wird durch eine photoaktive Öffnungsreaktion der Stomata hervorgerufen. Die Tatsache, daß sich bei *Veronica Beccabunga* die Erhöhung der Transpiration über mehrere Stunden erstreckt, während sich die Öffnung der Stomata in der ersten halben Stunde vollzieht, beruht offenbar auf einem vorübergehend eintretenden incipient drying.

In geringerem Maße ist bei dieser Verzögerung des Anstiegs der Transpiration wohl auch die Wurzelregulation (im Sinne Maximovs) wirksam. Für einen Einfluß der Veränderung der Plasmapermeabilität können dagegen keine positiven Anhaltspunkte gefunden werden. Es kann somit für die vier Faktoren entsprechend ihrer Bedeutung für die Transpirationsregelung folgende Rangordnung aufgestellt werden: 1. Spaltöffnungsbewegung, 2. incipient drying, 3. Wurzelregulation, 4. Änderung der Plasmapermeabilität.

B. Die Art des Transpirationsanstieges bis zum Maximum (die erste Phase), ob rasch oder langsam, hängt vom Leitungssystem der Pflanze ab; das Verhalten nach Erreichen des Maximums (die zweite Phase), ob konstant oder fallend, wird weitgehend durch das Substrat beeinflußt, in welchem sich die Wurzeln befinden. Infolgedessen kann durch Änderung des Substrats nur der Verlauf der zweiten Phase verändert werden.

C. Der ansteigende Teil der Transpirationskurve von *Veronica Beccabunga* zeigt eine große Ähnlichkeit mit den Kurven, die sich aus dem allgemeinen Trägheitsgesetz ergeben. Offenbar liegt eine Analogie vor zwischen der trägen Reaktion bei der Erhöhung des Transpirationsstromes im lebenden Organismus und der trägen Reaktion in einem physikalischen System, z. B. bei der Erhöhung der Stromstärke eines elektrischen Stromes.

D. Die durch Wägung und Messung festgestellte Überbilanz im Wasserhaushalt liegt in der Größenordnung der Zunahme des Frischgewichts einer wachsenden Pflanze. Eine solche Überbilanz müßte also für eine Pflanze, die sich im Wachstum befindet, schon rein theoretisch gefordert werden.

Es bleibt mir noch die angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Gustav Senn, der mich zu dieser Arbeit anregte und bei deren Durchführung stets förderte und unterstützte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Auch möchte ich nicht unterlassen, Herrn Dr. Max Geiger-Huber, dem 1. Assistenten, für seine mannigfaltige Hilfe in wissenschaftlichen und technischen Fragen bestens zu danken.

Anhang.

Die folgenden Tabellen geben die auf 1 cm^2 einfacher Oberfläche bezogenen Stundenwerte der Transpiration, bezw. der Absorption wieder. Die Angabe der Größe der transpirierenden Oberfläche ermöglicht die Berechnung der absoluten Absorptions- und Transpirationswerte. Die Belichtung setzt zu Beginn des 2. Intervalls ein, bei einigen Versuchen (Tab. 1, 2, 7 und 8) entsprechend den besonderen Angaben zu Beginn des 3. Intervalls. Die Abkürzungen haben folgende Bedeutung:

abs. = Absorption, tr. = Transpiration, tr. O. = transpirierende Oberfläche, T. = Temperatur der Luft, S. D. = Sättigungsdefizit des Wasserdampfdruckes.

A. Transpirationsversuche.

Veronica Beccabunga. 8 Lux (von 7 Uhr an). 11. März 1931. Tabelle 1.

Zeit	I	II		T.	S.D.
5— 6	2,7	2,8		17,5	7,6
6— 7	2,85	2,8		17,1	7,5
7— 8	2,85	3,0		17,2	7,7
8— 9	2,85	2,9		17,2	7,6
9—10	2,85	2,75		17,4	7,8
10—11	2.7	2,95		17,5	7,7
11—12	3,0	3,0		17,3	7,6
12—13	2,65	2,9		17,5	7,7
13—14	2,6	2,95		17,5	7,6
14—15	2,6	2,65		17.5	7,4
15—16	2,5	2,85		17,8	7,3
16—17	2,65	2,75		17,6	7,1
tr. O.:	14,7 cm^2	26,2 cm^2		17,5	7,5

Veronica Beccabunga. 8 Lux (von 7 Uhr an). 19. März 1931. Tabelle 2.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.
5— 6	3,15	4,15	4,4	18,2	6,4
6— 7	2,85	4,15	4,0	18,2	6,4
7— 8	3,15	3,8	4,0	18,2	6,3
8— 9	3,15	4,6	4,3	18,2	6,2
9—10	3,2	4,15	4,1	18,2	6,2
10—11	3,1	3,8	3,85	18,2	6,2
11—12	3,15	4,3	4,0	18,1	6,2
12—13	3,35	4,4	4,1	18,3	6,3
13—14	3,05	3,85	3,8	18,2	6,3
14—15	2,95	3,9	3,4	18,2	6,1
15—16	3,2	4,5	3,85	18,3	6,0
16—17	2,85	3,7	3,55	18 4	6,0
tr. O.:	15,5 cm^2	8,7 cm^2	13,2 cm^2	18,3	6,1

Veronica Beccabunga. 100 Lux. 17. Jan. 1931. Tabelle 3.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.
18— 7	2,1	2,05	1,95	16,8	5,7
7— 8	2,2	2,3	2,2	16,5	5,6
8— 9	2,25	2,3	2,2	17,0	6,0
9—10	2,25	2,25	2,2	16,9	6,0
10—11	2,15	2,15	2,15	16,8	5,9
11—12	2,2	2,2	2,15	16,7	5,8
12—13	2,2	2,2	2,15	16,6	5,7
13—14	2,2	2,2	2,1	16,9	6,0
14—15	2,05	2,1	2,1	16,8	6,0
15—16	2,2	2,15	2,05	16,8	5,8
16—17	1,95	2,1	2,05	16,6	5,7
tr. O.:	25,6 cm^2	37,0 cm^2	27,5 cm^2	16,8	5,6

Veronica Beccabunga. 100 Lux. 17. Jan. 1931. Tabelle 4.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.
18— 7	2,7	1,8	2,05	16,8	5,7
7— 8	3,2	2,1	2,3	16,5	5,6
8— 9	3,05	2,0	2,35	17,0	6,0
9—10	3,05	2,0	2,25	16,9	6,0
10—11	3,0	2,0	2,25	16,8	5,9
11—12	3,0	2,0	2,3	16,7	5,8
12—13	3,05	2,0	2,25	16,6	5,7
13—14	3,05	2,0	2,15	16,9	6,0
14—15	2,95	2,0	2,2	16,8	6,0
15—16	2,95	1,95	2,15	16,8	5,8
16—17	2,85	1,95	2,1	16,6	5,7
tr. O.:	29,0 cm^2	38,8 cm^2	24,1 cm^2	16,8	5,6

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 2. Jan. 1931. Tabelle 5.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.
20— 7	2,2	2,1	1,9	18,4	8,0
7— 8	2,7	2,9	2,7	18,9	8,6
8— 9	3,1	3,45	3,2	19,8	8,7
9—10	3,9	3,85	3,55	20,0	8,4
10—11	4,25	4,3	3,9	20,2	9,2
11—12	4,45	4,6	4,0	20,2	9,2
12—13	4,55	4,35	3,75	20,2	9,2
13—14	4,35	4,55	3,9	20,2	9,2
14—15	4,65	4,55	3,95	20,3	9,4
15—16	4,7	4,4	4,1	20,3	9,3
16—17	4,6	4,3	4,0	20,3	9,6
17—18	4,5	4,65	4,05	20,3	9,6
18—19	4,6	4,4	3,8	20,4	9,5
19—20	4,4	4,35	3,95	20,4	9,5
20—21	4,65	4,6	4,1	20,4	9,5
21—22	4,6	4,85	4,0	20,5	9,6
22—23	4,55	4,55	4,0	20,6	9,6
23—24	4,6	4,55	4,0	20,6	9,8
tr. O.:	23,8 cm^2	22,9 cm^2	36,5 cm^2	20,4	9,6

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 5. Sept. 1931. Tabelle 6.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.
16— 6	1,55	1,2	1,5	18,0	2,5
6— 7	3,1	2,5	3,0	18,2	3,0
7— 8	4,2	3,65	3,6	18,6	3,4
8— 9	5,1	4,45	4,7	18,6	3,2
9—10	4,5	4,6	4,95	18,8	3,7
10—11	4,35	4,45	5,05	18,9	3,5
11—12	4,65	4,75	5,65	18,9	3,7
12—13	5,4	5,6	6,0	18,7	3,6
13—14	4,95	5,0	5,8	18,9	4,4
14—15	5,0	4,8	5,6	19,0	4,1
15—16	4,55	4,95	5,5	19,0	4,0
tr. O.:	35,5 cm²	35,6 cm²	29,6 cm²	18,9	3,6

Hieracium Pilosella. 8 Lux (von 7 Uhr an). 19. März 1931. Tabelle 7.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.
5— 6	3,6	4,05	4,8	18,2	6,4
6— 7	3,6	3,95	4,85	18,2	6,4
7— 8	3,4	4,0	4,7	18,2	6,3
8— 9	3,95	4,3	5,0	18,2	6,2
9—10	3,85	4,2	4,85	18,2	6,2
10—11	3,4	4,2	4,55	18,2	6,2
11—12	3,55	4,1	4,3	18,1	6,2
12—13	3,3	3,7	4,65	18,3	6,3
13—14	3,0	3,9	4,05	18,2	6,3
14—15	2,75	3,4	3,85	18,2	6,1
15—16	2,45	3,3	3,6	18,3	6,0
16—17	2,45	3,4	3,65	18,4	6,0
tr. O.:	14,6 cm²	16,5 cm²	13,8 cm²	18,3	6,1

Hieracium Pilosella. (8 Lux (von 7 Uhr an). 11. März 1931. Tabelle 8.

Zeit	I	II		T.	S.D.
5— 6	3,3	3,65		17,5	7,6
6— 7	3,0	3,35		17,1	7,5
7— 8	3,2	3,1		17,2	7,7
8— 9	2,85	3,2		17,2	7,6
9—10	2,6	3,0		17,4	7,8
10—11	2,45	2,85		17,5	7,7
11—12	2,45	2,65		17,3	7,6
12—13	2,0	2,25		17,5	7,7
13—14	2,0	2,3		17,5	7,6
14—15	1,75	1,8		17,5	7,4
15—16	1,65	1,85		17,8	7,3
16—17	1,65	1,9		17,6	7,1
tr. O.:	15,1 cm²	16,2 cm²		17,5	7,5

Hieracium Pilosella. 30000 Lux. 2. Jan. 1931. Tabelle 9.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.
20— 7	2,2	2,1	1,95	18,4	8,0
7— 8	6,85	6,25	4,65	18,9	8,6
8— 9	6,2	5,4	5,65	19,8	8,7
9—10	5,9	5,6	5,65	20,0	8,4
10—11	5,95	5,9	6,15	20,2	9,2
11—12	6,2	5,55	5,95	20,2	9,2
12—13	6,35	5 95	6,15	20,2	9,2
13—14	5,95	5,4	6,05	20,2	9,2
14—15	6,25	4,95	5,55	20,3	9,4
15—16	5,8	5,2	5,25	20,3	9,3
16—17	5,4	5,1	5,25	20,3	9,6
17—18	5,1	5,1	5,15	20,3	9,6
18—19	5,05	5,05	4,95	20,4	9,5
19—20	4,15	4,7	3,95	20,4	9,5
20—21	4,65	4,85	4,45	20,4	9,5
21—22	4,65	4,55	4,45	20,5	9,6
22—23	4,95	4,95	4,25	20,6	9,6
23—24	4,95	4,2	3,85	20,6	9,8
tr. O.:	13,1 cm^2	11,9 cm^2	9,9 cm^2	20,4	9,6

Hieracium Pilosella. 30000 Lux. 6. Dez. 1930. Tabelle 10.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.
18— 7	2,6	1,35	1,85	19,6	8,8
7— 8	3,75	2,85	2,85	18,8	7,7
8— 9	3,6	2,95	2,6	20,2	8,9
9—10	3,5	2,65	2,4	20,4	9,0
10—11	3,75	2,8	2,15	20,3	8,9
11—12	3,75	3,1	2,4	20,7	9,2
12—13	3,8	3,1	2,35	20,5	9,1
13—14	3,7	3,0	2,15	20,5	8,8
14—15	3,45	2,7	2,25	20,7	9,0
15—16	3,45	2,55	2,2	20,8	9,0
16—17	3,5	2,6	2,15	20,8	9,0
17—18	3,2	2.55	2,0	21,0	9,3
18—19	3,2	2,65	2,05	20,9	9,2
19—20	3,3	2,5	2,05	20,9	9,1
20—21	3,15	2,25	2,05	21,0	9,2
21—22	3,05	2,25	2,05	21,2	9,2
22—23	2,85	2,05	1,8	21,2	9,2
tr. O.:	12,2 cm^2	13,8 cm^2	14,5 cm^2	21,1	9,2

Hieracium Pilosella. 30000 Lux. 22. Nov. 1930. Tabelle 11.

Zeit	I	II	III	T.	S.D.	Zeit	I	II	III	T.	S.D.
19— 7	1,65	1,7	2,15	19,2	5,7	14—15	2,05	2,45	4,05	21,8	7,8
7— 8	2,7	3,1	4,2	21,1	7,4	15—16	2,1	2,2	3,45	21,9	7,9
8— 9	2,95	2,7	4,15	21,1	7,0	16—17	2,1	2,4	3,55	22,2	8,3
9—10	2,25	2,55	3,35	21,4	7,3	17—18	2,0	2,45	3,25	21,8	7,8
10—11	2,25	2,3	3,25	21,6	7,6	18—19	2,1	2,55	3,35	22,0	8,2
11—12	2,05	2,4	2,95	21,8	7,8	19—20	1,85	2,25	2,95	22,2	8,6
12—13	2,15	2,35	4,4	21,7	7,7	20—21	1,8	2,2	2,65	22,1	8,3
13—14	2,15	2,4	4,05	21,7	7,6	21—22	2,0	2,2	2,75	22,2	8,5
						tr. O.:	16,2 cm^2	15,7 cm^2	11,6 cm^2	22,2	8,7

B. Absorptions- und Transpirationsversuche.

Veronica Beccabunga. 2100 Lux. 16. Sept. 1931. Tabelle 12.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
5— 8	1,33	1,3	1,53	1,37	1,37	1,3	15,3	2,9
8— 9	1,53	1,4	1,73	1,5	1,57	1,4	14,8	3,0
9—10	1,77	1,53	1,77	1,63	1,67	1,5	15,6	2,9
10—11	1,77	1,8	1,8	1,73	1,8	1,75	15,8	2,9
11—12	1,8	1,73	1,77	1,7	1,9	1,7	15,9	2,8
12—13	1,87	1,75	1,83	1,73	1,85	1,85	15,8	2,5
13—14	1,87	1,77	1,9	1,73	2.0	1,9	16,1	2,8
14—15	1,87	1,7	1,97	1,73	1,9	1,75	16,2	2,8
15—16	1,9	1,83	1,97	1,87	2,05	2,0	16,2	2,8
16—17	1,87	1,8	2,03	1,7	2,0	1,7	16,4	3,1
17—18	1,87	1,77	2,0	1,8	2,05	2,05	16,3	2,7
18—19	1,93	1,8	2,03	1,9	2,15	1,9	16,4	2,8
19—20	1,9	1,7			2,1	1,9	16,5	2,7
20—21	1,95	1,75			2,1	2,05	16,5	2,7
tr. O.:	32,0 cm^2		39,3 cm^2		33,3 cm^2			

Veronica Beccabunga. 4700 Lux. 5. Sept. 1931. Tabelle 13.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
3— 6	2,15	1,7	1,75	1,4	2,15	1,9	17,6	2,5
6— 7	2,5	2,65	2,05	2,1	2,6	2,55	18,2	3,0
7— 8	3,1	3,15	2,25	2,4	3,0	2,85	18,6	3,4
8— 9	3,35	3,4	2,45	2,4	3,3	3,15	18,6	3,2
9—10	3,75	3,55	2,6	2,55	3,75	3,5	18,8	3,7
10—11	3,65	3,55	2,75	2,7	3,75	3,65	18,9	3,5
11—12	3,75	3,8	2,7	2,7	3,75	3,45	18,9	3,7
12—13	4,15	4,45	3,05	3,65	4,7	4,65	18,7	3,6
13—14	4,4	4,2	3,25	3,35	4,6	4,1	18,9	4,4
14—15	4,1	4,4	3,25	3,1	4,2	4,05	19,0	4,1
15—16	4,0	3,7	3,15	3,1		3,95	19,0	4,0
16—17	3,9	3,95	3,3	3,1			18,9	3,6
tr. O.:	20,6 cm^2		26,0 cm^2		23,1 cm^2			

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 25. August 1931. Tabelle 14.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
24— 6	1,8	1,7	1,95	1,8	2,0	1,85	18,4	3,7
6— 7	3,35	3,7	3,5	4,0	3,9	4,4	17,8	3,1
7— 8	4,7	5,55	5,2	5,2	5,7	5,7	19,0	3,8
8— 9	5,4	5,5	6,1	5,9	6,65	6,7	19,3	3,8
9—10	5,7	5,9	6,25	6,15	6,8	6,2	19,4	3,9
10—11	5,8	5,6	6,45	5,95		6,45	19,6	3,9
11—12	5,9	5,85	6,45	6,1		7,0	19,7	3,7
12—13	6,05	6,15	7,15	7,0		6,45	19,8	4,0
13—14		5,7	7,2	7,35		6,55	19,8	3,9
14—15		5,9	7,55	7,5		7,2	19,9	3,8
15—16			7,45	6,65			20,0	4,0
tr. O.:	20,0 cm²		14,0 cm²		29,7 cm²			

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 27. August 1931. Tabelle 15.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
3— 6	2,5	2,25	2,25	2,15	1,65	1,5	18,3	3.9
6— 7	3,75	4,8	4,05	4,6	3,1	3,5	17,8	3,6
7— 8	6,1	6,05	5,8	5,95	5,25	5,25	18,7	3,9
8— 9	6,45	6,35	6,35	6,4	5,8	5,8	19,3	4,1
9—10	6,45	6,25		6,65		5,2	19,2	4,1
10—11	6,5	6,4					19,6	4,4
tr. O.:	27,7 cm²		40,3 cm²		52,0 cm²			

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 18. August 1931. Tabelle 16.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.			T.	S.D.
24— 6	1,6	1,55	1,4	1,35			19,0	3,5
6— 7	3,55	3,95	3,35	3,95			19,6	3,9
7— 8	4,75	4,75	4,65	4,45			20,0	4,2
8— 9	5,3	5,35	4,9	4,7			20,3	4,4
9—10	5,9	5,8	5,15	5,15			20,4	4,5
10—11			5,3	5,15			20,5	4,3
tr. O.:	33,7 cm²		27,2 cm²				20,5	4,5

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 3. Sept. 1931. Tabelle 17.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	Tr.	S.D.
3— 6	2,35	2,35	3,15	3,05	1,65	1,65	18,1	2,5
6— 7	3,9	4,35	5,55	5,7	2,75	2,85	17,8	2,4
7— 8	4,9	4,95	7,65	7,55	3,2	3,15	18,6	2,5
8— 9		5,3	8,45	8 4	3,55	3,5	18,9	2,7
9—10		5,7	9,25	9,2		4,1	19,1	2,8
tr. O.:	49,0 cm²		24,6 cm²		62,5 cm²		19,2	2,7

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 30. Sept. 1931. Tabelle 18.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
5— 8	1,9	1,65	2,55	2,25	2,6	2,4	18,6	4,2
8— 9	2,4	2,9	3,55	4,2	4,0	4,8	18,2	3,9
9—10	2,85	3,3	4,8	5,0	5,05	5,55	19,1	4,8
10—11	3,0	3,3	5,25	5,5	5,4	5,65	19,2	4,9
11—12	3,2	3,25	5,5	5,55	5,6	5,3	19,1	4,8
12—13	3,2	3,25	5,4	5,45	5,5	5,3	19,3	4,8
13—14	3,15	3,15	5,35	5,05		4,8	19,3	4,8
14—15	3,3	2,95	5,15	5,1		5,15	19,8	5,0
15—16	3,1	2,85	5,2	5,2		5,1	19,5	5,0
16—17	3,2	2,95					19,5	4,8
tr. O.:	28,0 cm^2		19,6 cm^2		27,8 cm^2			

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 27. Nov. 1931. Tabelle 19.

Pflanze I und II: abgeschnittene Sprosse ohne Wurzeln.
Pflanze III: intakt, bewurzelt.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
5— 8	3,05	2,65	3,35	2,95	2,6	2,5	20,0	6,1
8— 9	3,15	3,9	4,0	4,65	3,5	3,95	19,6	6,1
9—10	4,85	5,95	4,85	7,35	5,45	5,9	20,3	6,6
10—11	5,95	6,55	4,15	5,6	6,2	5,4	20,5	6,7
11—12	5,15	4,8	3,75	2,9	6,4	5,85	20,8	7,0
12—13	4,05	4,4	3,25	2,9	6,05	5,85	20,8	7,2
13—14	3,3	4,0	2,95	2,65	6,05	5,75	20,9	7,2
14—15	3,2	3,45	2,9	2,8		5,8	20,7	7,0
15—16	3.0	2,9	2,65	2,65		5,6	20,9	7,6
16—17	2,5	2,8	2,45	2,7		5,4	21,1	7,6
17—18	2,4	2,4	2,3	2,55		5,35	21,1	7,6
18—19	1,9	2,1	2,2	2,3		5,65	21,3	7,3
tr. O.:	11,3 cm^2		11,8 cm^2		23,0 cm^2		20,8	7,4

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 24. Nov. 1931. Tabelle 20.

Pflanze I und II, abgeschnittene Sprosse;
Pflanze III intakt, bewurzelt.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
7—10	3,75	3,8	4,25	3,95	3,7	3,65	19,7	6,6
10—11	4,25	4,3	4,85	5,3	4,45	4,85	19,6	6,3
11—12	4,9	5,4	6,0	6,5	5,6	6,55	20,4	7,0
12—13	5,6	6,45	6,15	8,7	5,95	6,75	20,4	7,1
13—14	5,8	6,2	3,75	5,7	5,85	5,6	20,4	6,8
14—15	4,8	5,75	3,15	3,25	6,0	5,65	20,6	6,6
15—16	3,5	4,2	2,4	3,1	5,5	4,95	20,7	6,7
16—17	2,85	3,65	2,1	2,85	5,6	5,5	20,4	7,1
17—18	2,7	3,05	2,25	2,9	5,6	5,05	20,9	7,2
18—19	2,4	2,7	2,95	3,0	5,5	4,95	20,9	7,0
19—20	2,4	2,7	2,1	2,55	5,4	4,9	21,0	7,4
20—21	2,2	2,85	2,1	2,9	5,15	4,9	20,7	7,3
tr. O.:	17,6 cm^2		13,0 cm^2		11,3 cm^2		20,9	7,3

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 13. Nov. 1931 Tabelle 21.

Pflanze I und II, abgeschnittene Sprosse:
Pflanze III intakt, bewurzelt.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
5— 8	2,3	2,25	2,9	2,85	2,85	2,75	19,2	6,5
8— 9	3,05	3,1	4,25	4,3	4,25	4,8	19,0	6,2
9—10	4.35	4,65	5,7	6,05	5,9	6,45	20,0	6,5
10—11	5,35	5,9	6,6	6,9	6,6	6,9	20,1	6,8
11—12	5,55	5,95	6,3	7,0	6,7	6,75	20,4	6,7
12—13	4,6	4,7	6,1	6,05	6,6	6,15	20,3	6,7
13—14	4,2	4,25		5,4	6,6	6,15	20,5	6,7
14—15	3,85	4,0		5,1		6,15	20,6	6,6
15—16	3,6	3,55		3,8		6,4	20,8	6,6
16—16½	3,45	3,5					20,7	6,7
tr. O.:	22,8 cm²		24,8 cm²		21,7 cm²			

Veronica Beccabunga. 30000 Lux. 6. Sept. 1931. Tabelle 22.

Abgeschnittene Sprosse.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
5— 8	2,9	2,75	3,25	3,1	3,15	3,25	19,1	6,7
8— 9	3,5	5,8	5,3	6,1	4,55	6,65	19,0	6,2
9—10	4,65	7,3	7,1	9,3	4,9	6,9	19,9	6,5
10—11	3,3	3,15	6,35	7,15	3,9	3,45	20,4	6,6
11—12	2.6	2,05		4,5	2,4	2,3	20,3	6,7
12—13	2,3	1,95		3,9	2,3	2,3	20,5	6,9
13—14	2,0	2,05		3,25	2,05	1,9	20,6	6,6
14—15	1,8	1,9		2,65	1,85	1,95	20,8	6,9
15—16	1,7	1,85		2,65	1,7	1,9	20,8	6,9
16—17	1,55	1,6		2,3	1,6	1,7	21,0	7,3
tr. O.:	30,2 cm²		31,6 cm²		24,0 cm²		21,0	7,3

Myosotis palustris. 2100 Lux. 29. Sept. 1931. Tabelle 23.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
5— 8	1,46	1,39	0,80	0,71	1,35	1,29	17,7	3,7
8— 9	1,67	1,60	0,87	0,82	1,62	1,65	17,5	3,5
9—10	1,73	1,53	0,91	0,80	1,78	1,57	18,2	3,8
10—11	1,74	1,76	0,92	0,87	1,83	1,70	18,6	4,0
11—12	1,82	1,62	0,92	0,91	1,90	1,87	18,7	4,1
12—13	1,78	1,67	0,89	0,82	1,85	1,68	18,8	3,8
13—14	1,76	1,69	1,09	0,91	1,84	1,75	18,9	3,8
14—15	1,76	1,69	1,03	1,05	1,83	1,88	19,2	4,0
15—16	1,80	1,62	1,03	0,91	1,98	1,70	19,2	4,3
16—17	1,85	1,69	1,00	0,96	2,00	1,93	19,3	4,1
17—18	1,86	1,79	1,03	1,00	1,95	1,78	19,2	4,3
tr. O.:	42,6 cm²		43,8 cm²		39,4 cm²		19,5	4,3

Myosotis palustris. 4700 Lux. 12. Sept. 1931. Tabelle 24.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
3— 6	1,45	1,35	1,15	1,1	1,45	1,4	16,1	2,8
6— 7	1,85	2,0	1,55	1,85	2,0	2,15	15,9	2,6
7— 8	2,3	2,25	1,85	1,95	2,3	2,3	16,6	2,7
8— 9	2,5	2,45	1,9	1,85	2,4	2,4	16,8	2,8
9—10	2,5	2,45	2,05	2,0	2,75	2,7	17,2	2,9
10—11	2,65	2,65	2,1	1,95	2,8	2,75	17,0	2,6
11—12	2,8	2,8	2,1	2,05	2,9	2,8	17,0	2,6
12—13		2,7	2,0	1,95		2,75	17,2	3,0
13—14			1,95	1,95			17,0	2,7
14—15			2,0	1,8			17,4	2,8
15—16			1,85	1,85			17,4	2,5
tr. O.:	47,1 cm²		39,4 cm²		48,3 cm²		17,5	3,1

Myosotis palustris. 30000 Lux. 9. Sept. 1931. Tabelle 25.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
3— 6	1,22	1,06	1,26	1,17	1,35	1,28	16,2	2,7
6— 7	1,72	1,72	2,02	2,24	2,18	2,42	16,0	2,6
7— 8	2,30	2,20	2,54	2,47	2,54	2,48	16,9	3,1
8— 9	2,39	2,29	2,66	2,66	2,80	2,80	17,1	3,3
9—10	2,54	2,42	2,90	2,88	2,92	2,90	17,2	3,4
10—11	2,62	2,54	2,92	2,84	3,00	2,92	17,2	3,4
11—12	2,58	2,40	3,00	2,90	3,00	3,00	17,3	3,4
12—13	2,52	2,36	2,92	2,96			17,4	3,6
13—14	2,74	2,60		2,84			17,5	3,6
tr. O.:	40,6 cm²		44,1 cm²		46,8 cm²		17,8	3,7

C. Einfluß festen oder flüssigen Substrats auf Absorption und Transpiration.

Hieracium Pilosella. 30000 Lux. 25. Sept. 1931. Tabelle 26.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
22— 7	2,2	2,2	1,85	1,7	1,85	1,8	14,8	2,6
7— 8	3,7	4,25	2,8	2,75	2,85	3,1	14,5	2,4
8— 9	4,55	4,65	3,05	2,3	3,3	3,1	15,5	2,6
9—10	4,75	4,4	3,1	3,55	3,35	3,35	15,8	2,7
10—11	4,55	4,35	3,2	2,75	3,3	3,1	16,0	2,6
11—12	4,5	4,2	3,3	2,9	3,25	3,1	16,4	2,6
12—13	4,55	4,35	3,3	3,0	3,1	3,05	16,6	2,7
13—14	4,5	4,65	3,45	3,45	3,15	3,2	16,5	2,6
14—15	4,0	4,25	3,1	3,45	3,05	3,05	16,6	2,7
15—16	4,5	4,25	3,2	3,2	3,1	3,05	16,7	2,6
16—17	4,55	4,5	3,4	3,2	3,05	2,8	16,6	2,6
17—18	4,25	4,4	3,8	3,55	2,9	2,85	16,6	2,9
tr. O.:	12,7 cm²		8,7 cm²		15,5 cm²			

Hieracium Pilosella. 30000 Lux. 18. Nov. 1931. Tabelle 27.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T.	S.D.
23— 7	1,4	1,3	3,4	3,2	2,45	2,25	19,2	6,0
7— 8	1,75	2,0	4,7	5,05	3,6	4,05	19,2	5,7
8— 9	2,15	2,2	5,2	4,75	4,75	4,2	20,1	6,1
9—10	2,05	2,2	5,5	5,8	4,1	4,3	20,3	6,3
10—11	2,15	2,2	5,9	6,05	4,55	4,5	20,3	6,6
11—12	2,25	2,0	5,9	5,7	4,75	4,55	20,4	6,6
12—13	2,2	2,1	5,95	5,8	4,8	5,0	20,4	6,6
13—14	2,15	2,1	6,05	6,3	5,25	5,25	20,4	6,4
14—15	2,05	2,1	6,3	6,25	5,35	5,25	20,6	6,9
15—16	2,05	2,0	6,9	6,7	5,5	4,9	20,6	6,9
16—17	1,9	2,0	7,15	7,05	5,25	5,2	20,7	7,0
17—18	2,0	1,85	6,9	6,8	5,25	5,1	20,7	6,9
tr. O.:	21,4 cm^2		10,9 cm^2		11,4 cm^2		20,8	6,6

Hieracium Pilosella. 30000 Lux. 12. Dez. 1931. Tabelle 28.

Pflanze I und II in Nährlösung kultiviert.
Pflanze III in Erde kultiviert.

Zeit	abs. I	tr.	abs. II	tr.	abs. III	tr.	T	S.D.
23— 6	4,05	3,9	2,4	2,3	2,5		19,2	7,1
6— 7	4,6	5,1	3,05	3,5	5,45		19,2	7,1
7— 8	4,6	5,4	3,65	3,75	5,3		20,2	7,3
8— 9	5,0	5,5	3,45	3,45	5,3		20,4	7,8
9—10	5,1	5,1	3,5	3,45	4,4		20,5	7,7
10—11	5,1	5,4	3,6	3,65	4,55		20,5	7,7
11—12	5,1	5,5	3,7	3,45	4,7		20,7	7,6
12—13	5,0	5,1	3,75	3,65	3,9		20,8	7,6
13—14	5,0	5,4	3,7	3,9	4,0		20,9	7,9
14—15	4,75	4,85	3,8	3,65	3,9		20,9	7,9
15—16	4,85	4,6	3,5	3,75	3,5		21,1	8,3
16—17	4,6	4,85	3,7	3,6	3,5		21,1	8,1
tr. O.:	7,85 cm^2		17,3 cm^2		5,7 cm^2			

Veronica Beccabunga. Transpiration. 30000 Lux. Tabelle 29.
28. Dezember 1931.

Pflanze I, II, III in relativ trockener Erde.
Pflanze IV, V in relativ feuchter Erde.

Zeit	I	II	III	IV	V	T.	S.D.
21— 7	2,15	3,7	2,8	3,3	2,65	19,8	9,7
7— 8	2,75	4,3	3,95	4,05	3,4	19,5	9,3
8— 9	3,45	4,9	4,95	5,2	4,7	20,3	9,9
9—10	4,0	5,8	4,85	6,5	6,2	20,4	10,1
10—11	3,3	4,5	4,05	6,65	6,4	21,0	10,6
11—12	3,45	4,75	3,65	6,65	5,9	21,1	10,5
12—13	3,05	4,25	3,65	6,7	6,4	20,9	9,8
13—14	3,05	4,3	3,6	6,7	6,8	21,0	10,0
14—15	2,65	4,0	3,4	6,7	6,65	21,4	10,4
15—16	2,8	4,25	3,5	6,65	6,45	21,4	10,4
16—17	2,9	3,95	3,4	6,65	6,55	21,4	10,4
17—18	2,5	3,95	3,05	6,55	6,25	21,5	10,6
tr. O.:	12,8 cm^2	13,2 cm^2	14,8 cm^2	20,5 cm^2	18,3 cm^2	21,5	10,5

Literatur.

1924. Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie, I. Teil, Jena.

1920. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, II. Teil, Jena.

1926. Dietrich, Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen und ihre Beziehungen zum Standort. Jahrb. f. wiss. Bot., **65**, S. 98.

1920. Grimsehl, Lehrbuch der Physik, II. Bd., Leipzig.

1748. Hales, Statick der Gewächse oder angestellte Versuche mit dem Saft in Pflantzen und ihren Wachsthum, nebst Proben von der in Körpern befindlichen Luft. (Deutsche Übersetzung, Halle im Magdeburgischen.)

1923. Huber, Transpiration in verschiedener Stammhöhe. Zeitschr. f. Bot., **15**, S. 465.

1925. — Die Beurteilung des Wasserhaushalts der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., **64**, S. 1.

1930. — und Hötler, Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot., **73**, S. 351.

1928. Iwanoff, Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **46**, S. 306.

1923. — und Thielmann, Über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Transpiration der Pflanzen. Flora, **116**, S. 296.

1930. Kamp, Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. Jahrb. f. wiss. Bot., **72**, S. 403.

1930. Kerl, Beitrag zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegung. Planta **9**, S. 407.

1917. Knight, The interrelations of stomatal aperture, leaf water content, and transpiration rate. Ann. of Bot., **31**, S. 221.

1922. — Further observations on the transpiration, stomata, leaf water content, and wilting of plants. Ann. of Bot., **36**, S. 361.

1909. Lepeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. z. Bot. Zentralbl., **24**, I, S. 308.

1912. Livingston and Brown, Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves. Bot. Gazette, **53**, S. 309.

1917. Livingston, Incipient drying and temporary and permanent wilting of plants as related to external and internal conditions. Johns Hopkins Univ. Circ. 293, S. 176 (zitiert nach Burgerstein, 1920).

1908. Lloyd, The physiology of stomata. Carnegie Inst. Wash., Publ. 82.

1912. — The relation of transpiration and stomatal movements of the leaves of *Fouquieria splendens*. Plant World, **15**, S. 131. (Zitiert nach Burgerstein.)

1929 Lüdin, Untersuchungen über die Transpiration von Sonnen- und Schattenpflanzen. Verh. d. Naturforsch. Ges. in Basel, **39**, S. 176.

1917. Maximov, Beiträge zur Frage des täglichen Transpirationsverlaufes und der Transpirationsregelung. Journ. Soc. Bot. de Tiflis, **19**, S. 23. (Russisch, zitiert nach Maximov, 1929.)

1929. — The plant in relation to water. Aus dem Russischen ins Englische übersetzt von Yapp. London.

1931. Mittmeyer, Studien über die Abhängigkeit der Transpiration verschiedener Blatttypen. Jahrb. f. wiss. Bot., **74**, S. 364.

1922. Montfort, Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Zeitschr. f. Bot., **14**, S. 97.

1897. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Bd., Leipzig.
1911. Renner, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora, **103**, S. 171.
1915. — Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., **56**, S. 617.
1910. Roshardt, Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs. Beih. z. Bot. Zentralbl., **25**, I, S. 243.
1922a. Senn, Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen. Verhandl. d. Schweiz. Naturforsch. Ges. Bern, 1922, S. 154.
1922b. — Die Transpiration einiger Alpen- und Ebenenpflanzen, a. a. O., S. 235.
1931. Seybold, Weitere Beiträge zur Transpirationsanalyse. III. Eine Methode der differenzierten Transpirationsbestimmung in bewegter Luft. Planta, **14**, S. 386.
1927. Stålfelt, Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus. Flora, **21**, S. 236.
1929. — Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz. Planta, **8**, S. 287.
1910. Tröndle, Der Einfluß des Lichts auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., **48**, S. 171.
1861. Unger, Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Wien, **44**, 2. Abtheilung, S. 327.
1878. Vesque, L'absorption comparée directement à la transpiration. Annales des Sciences nat., Bot., Tome VI, pag. 201.

Curriculum vitae

Am 19. März 1906 wurde ich, Josef Lachenmeier, von Basel, in Basel geboren. Meine Eltern sind: Richard Lachenmeier, Schreinermeister, von Basel, und seine Gattin Maria Lachenmeier geb. Binzler.

Nach der Primarschule besuchte ich die Basler Untere Realschule (1916—1920), dann (1920—1927) in Immensee (Kt. Schwyz) das humanistische Gymnasium der Missionsgesellschaft Bethlehem, wo ich mir im Sommer 1927 das eidgenössische Maturitätszeugnis erwarb. Vom Herbst 1927 bis zum Frühjahr 1932 machte ich meine Studien an der Universität Basel. Seit dem Herbst 1929 habe ich die Stelle des zweiten Assistenten am Botanischen Institut inne, vertretungsweise war ich als erster Assistent tätig.

Ich besuchte Vorlesungen und Practica folgender Herren Professoren und Dozenten: P. Buchner, F. Fichter, H. Gschwind, A. Hagenbach, E. Handschin, W. Matthies, R. Menzel, A. Ostrowski, A. Portmann, H. Rupe, O. Schüepp, G. Senn, O. Spieß, H. Veillon, W. Vischer, F. Zschokke.

Die Dissertation verfaßte ich unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. G. Senn. Ihm und den andern Herren spreche ich meinen besten Dank aus.